АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 60

10

ОКТЯБРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1975

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

Адрес редакции «Ботанического журнала»:

199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1. Телефон 18-36-12

Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Н. И. Журавлева*, *Л. Я. Комм* и *Г. В. Суворова*

Сдано в набор 3/VII 1975 г. Подписано к печати 30/IX 1975 г. Формат бумаги $70 \times 108^{1}/_{16}$.
Печ. л. $9^{1}/_{2} + 2$ вкл. ($^{1}/_{4}$ печ. л.) = 13.65 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 15.83. Тип. зак. 471.
М-56147. Тираж 2622.

1-я тип. издательства «Наука». 199034. Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

УДК 581.524.44 (471.50) : 528.9

П. Л. Горчаковский, С. А. Грибова, Т. И. Исаченко, А. С. Карпенко, Н. Н. Никонова, Т. В. Фамелис, И. Т. Федорова, М. И. Шарафутдинов

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ УРАЛА НА НОВОЙ ГЕОБОТАНИЧЕСКОЙ КАРТЕ

P. L. GORCHAKOVSKY, S. A. GRIBOVA, T. I. ISACHENKO, A. S. KARPENKO, N. N. NIKONOVA, T. V. FAMELIS, I. T. FEDOROVA, M. I. SHARAFUTDINOV. THE VEGETATION OF THE URALS ON A NEW GEOBOTANICAL MAP

Составлена новая геоботаническая карта Урала и Предуралья. Она представляет собой часть подготовленной к изданию обзорной карты растительности европейской территории СССР. В основу ее положен регионально-типологический принцип. Картируемые подразделения выделяются и группируются в легенде с учетом географических, флористических, типологических и экологических критериев. Публикуется ее легенда и три фрагмента обзорной карты, а также схематическая карта растительности Урала и Предуралья (рис. 1 и 2). Новая карта более насыщена информацией по сравнению с ранее опубликованными геоботаническими картами этой территории, дает более детальную и объективную характеристику структуры и закономерностей распределения растительного покрова.

Уральские горы, протянувшиеся с севера на юг более чем на 2000 км, пересекающие ряд природных зон от тундровой до степной и расположенные на стыке между сибирскими и европейскими флористическими областями, представляют особый интерес для выяснения закономерностей распределения растительности. Эти закономерности определяются прежде всего сложной геологической историей и палеогеографией горной страны, разнообразием горных пород и форм рельефа, значительной неоднородностью климата, барьерной ролью гор, возможностью миграций видов в направлении север—юг. В конечном счете эти факторы обусловили сложную картину распределения растительного покрова.

Классические работы П. Н. Крылова (1878, 1881), С. И. Коржинского (1891, 1894), А. Я. Гордягина (1895, 1901), Б. Н. Городкова (1926а, б, 1929), И. М. Крашенинникова (1937, 1939) раскрыли самобытные черты флоры и растительности Урала, некоторые интересные особенности их хорологии и истории формирования. Основные идеи этих исследователей нашли фактическое подкрепление, дальнейшее развитие, а в некоторых случаях и критическую переоценку в трудах ряда других ботаников (Игошина, 1943, 1964; Пономарев, 1945, 1949; Сочава, 1945; Горчаковский, 1966, 1968а, 1969). Все это способствовало утверждению представления о растительности Урала как об особом ботаническом объекте, имеющем большое значение для разработки важных проблем исторической фитогеографии, геоботаники и ботанической географии.

Растительность Урала уже получила картографическое воплощение на «Карте растительности европейской части СССР» (1948), «Геоботанической карте СССР» (1954) и на «Карте растительности Урала», выпущенной в виде приложения к монографии К. Н. Игошиной (1963). На этих картах в общих чертах раскрываются закономерности распределения растительности на этой территории.

К 70-м годам был накоплен новый фактический материал по растительности всей европейской части СССР и Урала. Это дало возможность более детально подойти к освещению на карте основных закономерностей распределения растительного покрова. В настоящее время подготовлено к печати новое картографическое произведение — «Карта растительности европейской части СССР». Она является итогом многолетних работ большого коллектива авторов во главе с сотрудниками Лаборатории географии и картографии растительности Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) АН СССР. Урал полностью входит в рамки этой карты.

В данной статье мы рассматриваем карту Урала с небольшой полосой Предуралья (см. рис. 1,[1] *24*).

Авторские картографические разработки представили: на Свердловскую, Челябинскую и горную часть Пермской области, а также высокогорную часть Полярного и Приполярного Урала, П. Л. Горчаковский, Н. Н. Никонова, М. И. Шарафутдинов и Т. В. Фамелис (Институт экологии растений и животных УНЦ АН СССР), на Башкирскую АССР и Оренбургскую область И. Т. Федорова (БИН АН СССР) и М. А. Скавронский (Оренбургский пед. институт), на равнинную часть Пермской области А. С. Карпенко (БИН АН СССР), на Коми АССР А. Н. Лащенкова и Н. И. Непомилуева (Институт биологии Коми филиала АН СССР), на Ненецкий национальный округ Архангельской области С. А. Грибова (БИН АН СССР). В Лаборатории географии и картографии растительности БИН АН СССР авторские разработки были сведены в единый макет карты растительности Урала. Проект легенды для него разработал П. Л. Горчаковский, опиравшийся на большой опыт картирования ареалов, классификации растительности и выявления общих закономерностей ее распределения на территории Урала, что нашло отражение в ряде обобщающих работ (Горчаковский, 1965, 1966, 1967, 1968а, б, 1969, 1972; Горчаковский, Крыленко, 1969; Горчаковский, Ромахина, 1966). Его проект был использован при составлении общей легенды «Карты растительности европейской части СССР» (Грибова и др., 1975). Компановка и редактирование макета карты Урала выполнялись: на тундровую часть П. Л. Горчаковским и С. А. Грибовой, на таежную — А. С. Карпенко, на территорию широколиственных лесов, предстепных сосняков и степей — И. Т. Федоровой. Общая редакция осуществлена Т. И. Исаченко и Е. М. Лавренко.

---

[1] Рисунки к статье оформлены в Лаборатории географии и картографии растительности БИН АН СССР Н. М. Калиберновой и Л. Н. Мезеневой под руководством А. А. Гербиха.

Рис. 1. Картосхема растительности Урала и Предуралья.

Тундры. Восточноевропейско-западносибирские: *1* — травяно-моховые и кустарничково-лишайниковые северные; *2* — мелкоерниковые южные; *3* — крупноерниковые южные; *4* — горные тундры, осыпи и россыпи.

Темнохвойные и широколиственно-темнохвойные леса и редколесья. Североевропейские: *5* — березово-еловые предтундровые редколесья; *6* — еловые и березово-еловые северотаежные леса. Камско-печорско-западноуральские: *7* — березово-еловые с лиственницей и кедром предтундровые редколесья; *8* — кедрово-еловые и еловые северотаежные; *9* — пихтово-еловые и елово-пихтовые среднетаежные; *10* — пихтово-еловые и елово-пихтовые южнотаежные; *11* — широколиственно-пихтово-еловые подтаежные.

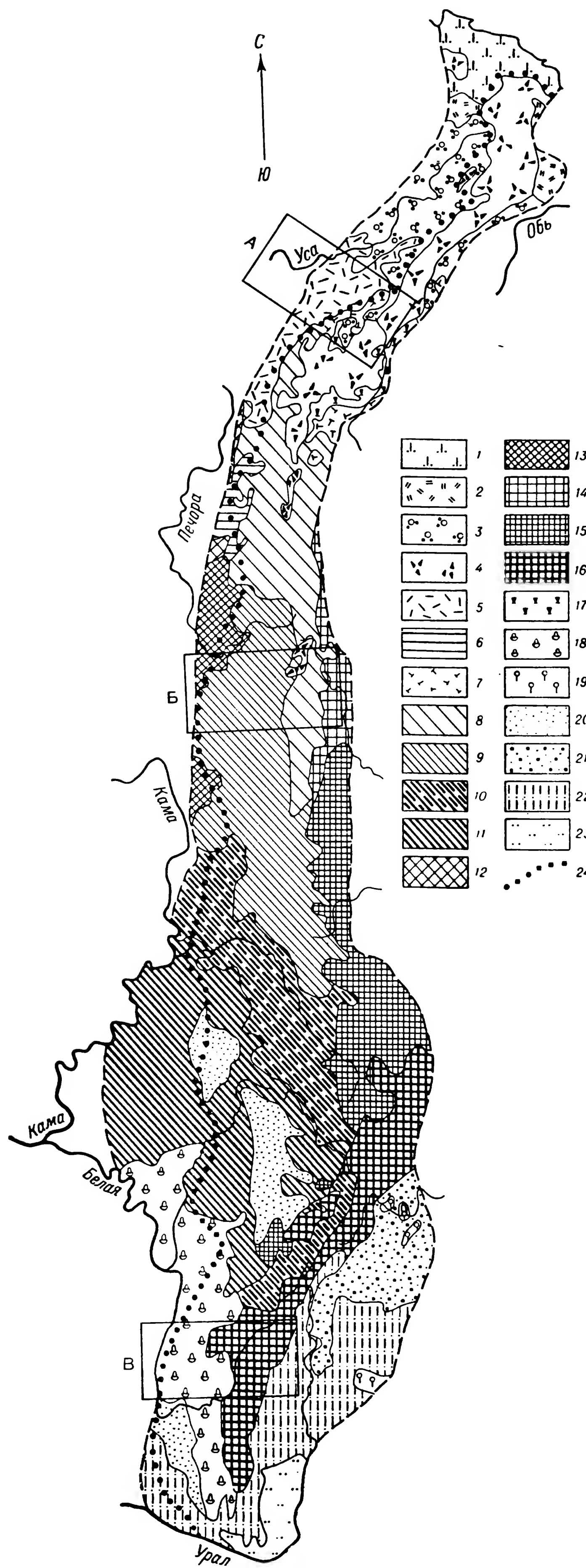
Сосновые леса. Североевропейские: *12* — сосновые северотаежные; *13* — сосновые средне- и южнотаежные. Восточноуральско-западносибирские: *14* — сосновые с примесью лиственницы северотаежные; *15* — сосновые с примесью лиственницы средне- и южнотаежные. Южноуральские: *16* — сосновые с примесью лиственницы и березы предлесостепные.

Лиственничные леса и редколесья. Восточноуральско-западносибирские: *17* — лиственничные редкостойные леса и редколесья.

Широколиственные леса. Восточноевропейские: *18* — липовые и дубовые.

Березовые леса. Зауральско-западносибирские: *19* — березовые и осиново-березовые лесостепные.

Степи. Причерноморские: *20* — луговые степи и остепненные луга (с рядом сибирских и казахстанских видов). Заволжско-западносибирско-казахстанские: *21* — луговые степи и остепненные луга; *22* — богаторазнотравно-типчаково-ковыльные; *23* — разнотравно-типчаково-ковыльные. *24* — Западная граница Уральских гор. (Восточная совпадает с границей закартированной территории). *А*, *Б*, *В* — положение фрагментов «Карты растительности европейской части СССР», изображенных на рис. 2.



С
Ю
Обь
А
Уса
Печора
Б
Кама
Кама
Белая
В
Урал
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24

В работе над этим макетом авторы опирались на принципы, положенные в основу всей «Карты растительности европейской части СССР» (Грибова и др., 1966; Гербих и др., 1970; Грибова и др., 1975).

В конце статьи мы публикуем легенду этого макета как выборку из единой легенды всей «Карты растительности европейской части СССР» (Грибова и др., 1975). Она включает только подразделения растительности, связанные непосредственно с Уралом; сообщества, достигающие предгорий Урала, но не характерные для этой горной страны, в легенде не представлены, например североевропейские темнохвойные и сосновые леса (см. рис. 1, *5*, *6*, *12*, *13*). Опущены также подразделения производной растительности, сельскохозяйственных земель, растительности болот и пойм. Публикация легенды в таком объеме преследует цель обратить внимание читателя на те подразделения растительного покрова, которые отражают основные закономерности и связи растительности Урала. Так как легенда представляет собой список единиц растительного покрова, она может быть использована для классификации растительности. Легенда карты построена на основе регионально-типологического принципа. Картируемые подразделения растительности выделяются и группируются в ней с учетом географических, флористических, типологических и экологических критериев. Показ географической дифференциации картируемой растительности осуществляется путем выделения крупных региональных подразделений, различающихся по флористическому составу и по набору типологических категорий растительности.

Рассмотрим, как отображается растительность Урала в системе самых крупных подзаголовков легенды. Для наглядности нами приводится на рис. 1 картосхема растительности этой территории. На ней выделены основные типологические, провинциальные и зональные категории.

Наиболее крупные подзаголовки легенды соответствуют типологическим категориям растительности. Их объем различен: тип растительности, группа и класс формаций, формации (тундры, степи, темнохвойные и широколиственно-темнохвойные леса, сосновые леса, лиственничные леса и т. д.).

Типологические категории, имеющие широкий географический ареал, расчленяются далее по региональному принципу. На Северном и Среднем Урале и в Предуралье распространены камско-печорско-западноуральские темнохвойные леса из ели сибирской, пихты сибирской, кедра сибирского. Восточный склон Урала покрывают восточноуральско-западносибирские светлохвойные леса из сосны обыкновенной и лиственницы сибирской. На западном склоне Южного Урала выклиниваются восточноевропейские

Рис. 2. Фрагменты обзорной «Карты растительности европейской части СССР».

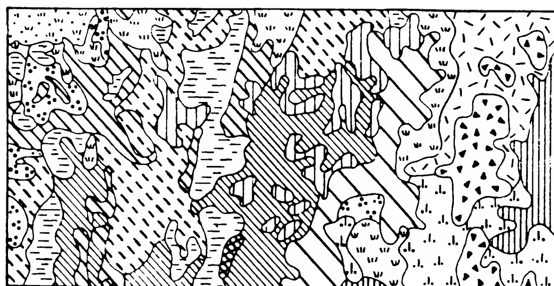
А. Приполярный Урал и Предуралье. *1* — 1 (см. примечание); *2* —2а; *3* — 4а; *4* — 9а; *5* — 10а; *6* — 11а; *7* — березовые предтундровые редколесья с мозаичным зеленомошным и лишайниково-зеленомошным покровом; *8* — еловые предтундровые редколесья с мозаичным зеленомошным и кустарничковым покровом; *9* — еловые предтундровые редколесья с мозаичным зеленомошно-лишайниковым и кустарничковым покровом; *10* — березово-еловые предтундровые редколесья с мозаичным долгомошно-сфагновым и осоково-кустарничковым покровом; *11* — березово-еловые северотаежные редкостойные сфагновые и долгомошные травяно-кустарничковые леса; *12—12*; *13* — сосновые северотаежные редкостойные лишайниковые и зеленомошно-лишайниковые кустарничковые леса; *14—27б*; *15* — крупнобугристые болота.

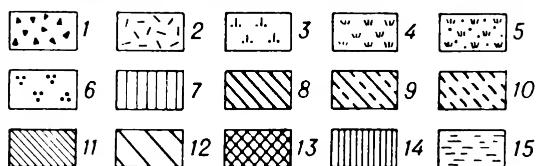
Б. Северный Урал и Предуралье. *1—5*; *2—3*; *3—12*; *4—13*; *5—14*; *6* — березовые лишайниково-мохово-кустарничковые производные леса на месте кедрово-еловых северотаежных; *7—15а*; *8—15б*; *9—16*; *10* — березовые зеленомошные и сфагново-долгомошные кустарничково-травяные производные леса на месте пихтово-еловых и кедрово-еловых среднетаежных лесов; *11* — сосновые средне- и южнотаежные зеленомошные кустарничковые леса; *12* — сосновые средне- и южнотаежные лишайниковые кустарничковые леса; *13* — сосновые средне- и южнотаежные долгомошные и сфагновые кустарничковые леса; *14—20*; *15* — березовые и березово-сосновые травяно-кустарничковые с разреженным лишайниково-моховым покровом производные леса на месте сосновых с лиственницей северотаежных лесов.

В. Южный Урал и Предуралье. *1—24*; *2—25*; *3—26*; *4* — сельскохозяйственные земли на месте остепненных сосновых лесов; *5* — приволжско-заволжские липово-дубовые неморальнотравяные леса; *6—28а*; *7* — осиновые и березовые леса с примесью широколиственных пород производные на месте дубовых лесов; *8—30а*; *9* — сельскохозяйственные земли на месте широколиственных лесов; *10—31а*; *11—39*; *12—34*; *13* — ивняково-ветлянниково-осокорево-черноольхово-вязово-дубовый ряд пойменных сообществ и луга на их месте; *14* — ивняково-ветлянниково-осокорево-березово-черноольхово-вязово-дубовый ряд пойменных сообществ, степи и луга на их месте.

Примечание. Первая цифра соответствует порядковым номерам типов сообществ каждого фрагмента, а вторая — номерам публикуемой в этой статье легенды к карте растительности Урала. Для некоторых подразделений растительности, не вошедших в публикуемую легенду, здесь приводится их краткое ботаническое содержание.

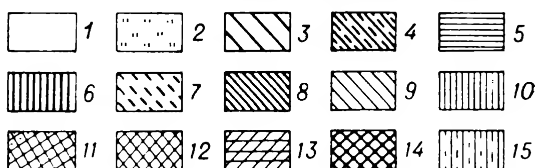
А



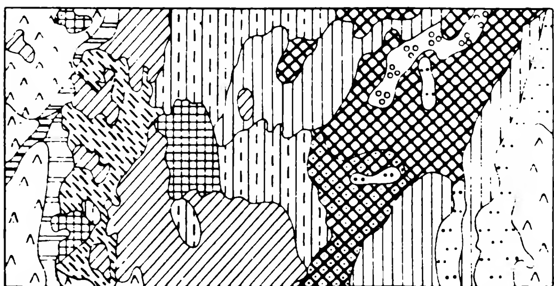

1 2 3 4 5
6 7 8 9 10
11 12 13 14 15

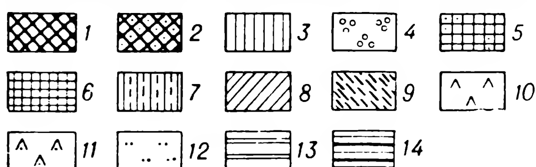
Б




1 2 3 4 5
6 7 8 9 10
11 12 13 14 15

В




1 2 3 4 5
6 7 8 9 10
11 12 13 14

широколиственные леса из дуба обыкновенного, липы мелколистной и других широколиственных пород. С юга и юго-востока Урал окаймляют заволжско-казахстанские степи. На северо-западе вплотную к Уралу подступают формации североевропейских еловых и сосновых лесов, сложенных елью европейской, елью сибирской и переходными между ними формами, а также сосной обыкновенной.

Региональные подразделения дифференцируются далее по широтно-географическому принципу. Например, камско-печорско-западноуральские смешанные темнохвойные леса делятся на предтундровые редколесья, северо-, средне-, южно- и подтаежные леса.

В отличие от некоторых более ранних карт, на нашей карте линейные границы полос I и II порядков не проводятся, а раскрывается подзональная принадлежность картируемых единиц. Авторы стремились отразить постепенность переходов от одной полосы к другой через взаимное проникновение сообществ смежных полос и наличие переходных типов. Детальное отражение на карте производных лесов и сельскохозяйственных земель дало возможность проследить постепенность переходов в растительном покрове.

Основные картируемые единицы — фитоценотические, они характеризуют растительность плакорных или близких к ним местообитаний в пределах полос. Эти единицы соответствуют по объему классам и группам ассоциаций или их совокупностям. Различия между ними и специфика каждой из них проявляются в комплексе фитоценотических признаков.

В ряде случаев шифрами выявляются географически замещающие варианты. В частности, это горные варианты (горные аналоги) равнинных плакорных сообществ определенной подзоны (легенда, *15б*, *17б*, *27б* и др.). Кроме того, нашли отражение некоторые эдафические (для тайги — в основном гидрофитные) варианты подзональной растительности (легенда, *16*).

Наряду с основными фитоценотическими единицами показаны и территориальные категории растительного покрова — сочетания растительных сообществ, главным образом тундровых, связанные с разными формами мезорельефа. Нашла выражение на карте также динамика растительности, особенно антропогенная. Для лесов и лесостепи она отражена путем выделения наряду с сохранившимися коренными сообществами производных от них сообществ, а также сельскохозяйственных земель. Впервые производные сообщества и сельскохозяйственные земли показаны на карте с одинаковой дробностью, хотя и не столь детально, как коренные.

Представление о степени нагрузки новой карты и о закономерностях распределения растительности на разных по зональному положению участках Уральских гор дают три фрагмента обзорной «Карты растительности европейской части СССР» (рис. 2). Положение этих фрагментов в общей системе растительного покрова Урала показано на рис. 1. Фрагменты несколько выходят за пределы Урала и отражают размещение растительности не только на Урале, но и в Предуралье.

Несмотря на то что Уральские горы относительно невысоки (высшая точка гора Народная достигает 1894 м над ур. м.), на их склонах хорошо прослеживается вертикальная поясность растительного покрова; всего насчитывается шесть поясов: горностепной, горнолесостепной, горнолесной, подгольцовый, горнотундровый, пояс холодных гольцовых пустынь.

Соотношение между элементами высотной поясности в горах и широтной зональностью на равнинах рассмотрено в работе П. Л. Горчаковского (1965). Как показывает проведенное им сопоставление, пояс холодных гольцовых пустынь является аналогом зоны арктических пустынь, горнотундровый — тундровой зоны, подгольцовый — лесотундры, горнолесной — таежной (бореальной) и широколиственно-лесной (неморальной) зон, горнолесостепной — лесостепной зоны, горностепной — степной зоны. Такая аналогизация поясных и зональных под-

разделений растительного покрова в основном принята составителями карты.

Для большей части Уральской горной страны характерен непосредственный контакт основных высотных поясов с соответствующими зональными подразделениями на равнинах, аналогами которых они выступают. Различия между горными и равнинными подразделениями растительного покрова довольно сглажены на предгорьях и низких уровнях, но становятся более отчетливыми при подъеме в горы. В тех случаях, когда не было обнаружено существенных различий, оправдывающих выделение в данном масштабе горных аналогов равнинных лесов, тундр и степей, и те и другие отнесены к одному и тому же подразделению легенды. Растительность с определенной горной спецификой в легенде обозначена буквенными шифрами при номерах соответствующих зонально-типологических категорий. В красочной шкале такие подразделения выделены еще и дополнительной штриховкой.

Рис. 1 позволяет судить о зональном и поясном расчленении растительности Урала и Предуралья. Эта схема свидетельствует о том, что границы зональных и подзональных рубежей здесь значительно смещены к югу. Масштаб схемы не позволяет показать многочисленные изолированные острова горных тундр, затерянные среди тайги в осевой полосе Северного и Южного Урала. В этом масштабе на схеме невозможно отобразить растительность подгольцового пояса — аналога лесотундры; на оригинале карты она показана внемасштабными знаками.

В итоге новая карта отличается значительно большей дробностью показа растительности по сравнению с опубликованными ранее картами (Карта растительности европейской части СССР, 1948; Геоботаническая карта СССР, 1954; Игошина, 1963). Для иллюстрации этого мы сделали выборку всех подразделений растительности, с помощью которых показано на названных выше картах разнообразие растительности Уральских гор (в очертаниях, приведенных на рис. 1). Ее результаты сведены в таблицу. Из нее следует, что на нашей новой карте детальность показа в целом возросла более чем в 2 раза, а для наиболее распространенных подразделений растительности (темнохвойные и мелколиственные леса, тундры) — в 3 раза.

Таким образом, карта растительности Урала и Предуралья содержит бо́льшую информацию по сравнению с ранее опубликованными картами, относящимися к этой территории, дает более детальную характеристику структуры и закономерностей зонального и поясного распределения растительного покрова. Принятые авторами принципы построения легенды

Сопоставление степени детальности показа растительности Урала на разных картах

Подразделения растительности	Карта растительности европейской части СССР м. 1 : 2 500 000, 1948	Геоботаническая карта СССР м. 1 : 4 000 000, 1954	Карта растительности Урала м. 1 : 2 500 000. Игошина, 1963	**Карта растительности европейской части СССР м. 1 : 2 500 000**
Тундры и арктические пустыни	5	4	4	15
Леса темнохвойные	6	5	6	16
светлохвойные	4	4	5	9
широколиственные	1	2	2	3
мелколиственные	2	1	3	10
сельскохозяйственные земли на месте лесов	3	3	3	6
Степи и сельскохозяйственные земли на их месте	6	5	7	6
Растительность болот, пойм, альпийских лугов	4	3	1	12
Всего	31	27	31	77

открыли возможность углубленного показа региональной дифференциации лесов (особенно темнохвойных и сосновых) по признакам флористического состава, связанного с историей их становления. Это позволило подчеркнуть специфические уральские черты некоторых подразделений растительного покрова (западноуральская темнохвойная тайга, горные широколиственные леса, остепненные сосновые боры Южного Урала). Более детально отображены особенности высокогорной растительности (так, например, впервые показаны холодные гольцовые пустыни, характерные для наиболее высоких уровней северной части уральских гор). На карте нашел отражение интересный факт существования в Предуралье реликтовых изолированных островов степной растительности (Кунгурская, Красноуфимская и Месягутовская лесостепь). Благодаря более детальной характеристике производных лесов отчетливо выявляются динамические тенденции растительного покрова. Публикация карты Урала и Предуралья в составе «Карты растительности европейской части СССР» открывает возможности дальнейшего более углубленного анализа геоботанических закономерностей, характерных для этой территории.

ЛЕГЕНДА

КАРТЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ УРАЛА

ТУНДРЫ

ВЫСОКОАРКТИЧЕСКИЕ И ВЫСОКОГОРНЫЕ ТУНДРЫ

1. Крупноглыбовые каменистые россыпи и останцы высокогорий Урала с фрагментами сообществ из накипных (*Rhizocarpon*, *Lecanora*, *Lecidlea*) и листоватых (*Umbilicaria*, *Gyrophora*) лишайников, мхов (*Rhacomitrium lanuginosum*, *R. microcarpum*) с одиночными куртинами *Cardamine bellidifolia*, *Novosieversia glacialis*, *Ranunculus pygmaeus*, *Cystopteris fragilis*, *Dryopteris fragrans* и другими в расщелинах.

Восточноевропейско-западносибирские травяно-кустарничково-мохово-лишайниковые, травяно-моховые и кустарниковые тундры

АРКТИЧЕСКИЕ ТУНДРЫ

2. Мохово-лишайниковые и дриадово-мохово-лишайниковые (*Cladonia mitis*, *C. rangiferina*, *Cetraria ericetorum*, *C. nivalis*, *Rhacomitrium lanuginosum*, *Dryas octopetala*, *Silene acaulis*, *Luzula confusa*) пятнистые на щебнистых и щебнисто-полигональных грунтах.

а) Североуральские с повышенным участием арктоальпийских видов (*Saussurea alpina*, *Thalictrum alpinum*).

3. Мохово-лишайниковые (*Rhizocarpon*, *Lecanora*, *Lecidea*, *Rhacomitrium*, *Andreaea*) сообщества каменистых россыпей с фрагментами травяно-мохово-лишайниковых группировок (*Cladonia mitis*, *Sphaerophorus globosus*, *Rhacomitrium lanuginosum*, *Papaver polare*, *Saxifraga oppositifolia*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*) и лишайниковые (*Cladonia mitis*, *Cetraria ericetorum*, *C. nivalis*, *Luzula confusa*) на щебнистых грунтах.

а) Новоземельские, вайгачские и полярноуральские горные сообщества лишайников (*Alectoria*, *Umbilicaria*, *Stereocaulon*, *Sphaerophorus*, *Lecanora*, *Lecidea*), мхов (*Rhacomitrium lanuginosum*, *Dicranoweisia crispula*) на каменистом крупноглыбовом субстрате, с фрагментами травяно-кустарничковых группировок (*Dryas octopetala*, *Salix polaris*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Silene acaulis*, *Luzula confusa*), на Урале также с участием *Empetrum hermaphroditum*, *Festuca supina*

и в сочетании с лишайниковыми (*Cladonia*, *Alectoria*, *Cetraria*, *Nephrorma*, *Sphaerophorus*, *Stereocaulon*) тундрами на щебнистом субстрате.

СЕВЕРНЫЕ (ТИПИЧНЫЕ) ТУНДРЫ

Травяно-моховые и кустарничково-лишайниковые тундры

4. Разнотравно-осоково-моховые (*Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *A. palustre*) с господством арктических (*Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Poa arctica*, *Hedysarum arcticum*) и участием гипоарктических (*Betula nana*, *Nardosmia frigida*, *Valeriana capitata*) видов, пятнисто-мелкобугорковые.
   а) Североуральские горные травяно-моховые с повышенным участием арктоальпийских видов (*Dicranum congestum*, *Polytrichum alpinum*, *Juncus trifidus*, *Festuca supina*, *Valeriana capitata*, *Hedysarum arcticum*) в сочетании с кустарничково-моховыми и ерниково-моховыми тундрами.
5. Кустарничково-моховые североуральские горные (*Rhytidium rugosum*, *Dicranum congestum*, *Hylocomium splendens*, *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*) с повышенным участием арктоальпийских видов (*Dryas octopetala*, *Diapensia lapponica*, *Arctous alpina*) тундры в сочетании с сообществами накипных и листоватых лишайников на каменистом крупноглыбовом субстрате.
6. Кустарничково-моховые и кустарничково-лишайниковые (*Cladonia amaurocraea*, *Dactylina arctica*, *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria islandica*, *C. nivalis*, *Polytrichum piliferum*, *Rhytidium rugosum*, *Rhacomitrium lanuginosum*) с господством арктических и арктоальпийских видов (*Salix nummularia*, *Dryas octopetala*) обычно с участием *Betula nana*, пятнисто-мелкобугорковые.
   а) Полярноуральские и пайхойские горные тундры в сочетании с сообществами накипных и листоватых лишайников на каменистом крупноглыбовом субстрате.

ЮЖНЫЕ (КУСТАРНИКОВЫЕ) ТУНДРЫ

Мелкоерниковые

7. Ивняково-мелкоерниковые с разреженным ярусом из низкорослых кустарников (*Betula nana*, *Salix glauca*, *S. pulchra*), осоково-кустарничковые с господством гипоарктических кустарничков (*Rhodococcum minus*, *Empetrum hermaphroditum*) и широким участием арктических видов (*Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Poa arctica*), зеленомошные (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum elongatum*, *Aulacomnium turgidum*, *A. palustre*), мелкобугорковые.
   а) Приуральские равнинные и предгорные с постоянным участием арктоальпийских видов (*Salix polaris*, *S. reticulata*, *Saussurea alpina*) и постоянным присутствием сибирских элементов флоры (*Lagotis minor*, *Potentilla gelida*, *Senecio atripurpureus*, *S. integrifolius*, *Pedicularis labradorica*).
   б) Североуральские горные со значительным участием арктоальпийских видов (*Salix arbuscula* и др.) моховые (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidium rugosum*) тундры в сочетании с кустарничково-моховыми тундрами.
8. Мелкоерниковые с разреженным ярусом из низкорослого ерника (*Betula nana*) травяно-кустарничковые с господством гипоарктических видов (*Vaccinium uliginosum* ssp. *microphyllum*, *Rhodococcum minus*, *Empetrum hermaphroditum*, *Ledum palustre* s. l., *Rubus chamaemorus*) зеленомошно-сфагновые (*Sphagnum girgensohnii*, *S. nemoreum*, *Pleurozium schreberi*, *Aulacomnium palustre*) тундры в комп-

лексе с пушицево-осоковыми (*Carex rariflora*, *C. rotundata*, *Eriophorum russeolum*) болотами; мелкобугристо-западинный комплекс (гидрофитный вариант).

а) Приуральские равнинные и предгорные с постоянным участием сибирских видов (*Lagotis minor*, *Senecio atropurpureus*).

Крупноерниковые

9. Ивняково-крупноерниковые с сомкнутым кустарниковым ярусом (*Betula nana*, *Salix phylicifolia*, *S. lanata*, *S. lapponum*, *S. glauca*), кустарниковые с господством гипоарктических (*Rhodococcum minus*, *Empetrum*, *hermaphroditum*) и при участии бореальных (*Vaccinium myrtillus*, *Solidago virgaurea*) видов зеленомошные (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum elongatum*, *D. congestum*) бугорковые.

а) Приуральские равнинные и предгорные с постоянным участием арктоальпийских видов (*Salix polaris*, *S. reticulata*, *Eritrichium villosum*) и присутствием сибирских элементов флоры (*Carex sabynensis*, *Senecio atropurpureus*).

10. Ивняково-крупноерниковые с сомкнутым кустарниковым ярусом (*Betula nana*, *Salix phylicifolia*, *S. lapponum*, *S. lanata*, *S. glauca*), кустарничковые с господством гипоарктических видов (*Rhodococcum minus*, *Empetrum hermaphroditum*), зеленомошно-лишайниковые (*Cetraria nivalis*, *Cladonia rangiferina*, *C. alpestris*, *C. mitis*, *Polytrichum piliferum*, *Pleurozium schreberi*), бугорковые (псаммофитный вариант).

а) Приуральские равнинные и предгорные с постоянным участием арктоальпийских (*Salix polaris*, *S. reticulata*, *Eritrichium villosum*) и присутствием сибирских видов (*Senecio atropurpureus*).

11. Крупноерниковые с сомкнутым ярусом из *Betula nana* травяно-кустарничковые с широким участием гипоарктических и бореальных видов (*Ledum palustre*, *Rubus chamaemorus*, *Carex globularis*) зеленомошно-сфагновые (*Sphagnum girgensohnii*, *S. nemoreum*, *Aulacomnium palustre*, *A. turgidum*) тундры в комплексе с пушицево-осоковыми (*Carex rotundata*, *C. stans*, *Eriophorum russeolum*, *E. medium*) сфагновыми (*Sphagnum balticum*, *S. angustifolium*) болотами; мелкобугристо-западинный комплекс (гидрофитный вариант).

а) Приуральские равнинные и предгорные с постоянным участием сибирских видов (*Senecio atropurpureus*, *Pedicularis labradorica*).

ТЕМНОХВОЙНЫЕ И ШИРОКОЛИСТВЕННО-ТЕМНОХВОЙНЫЕ ЛЕСА, РЕДКОЛЕСЬЯ И ПРОИЗВОДНЫЕ СООБЩЕСТВА НА ИХ МЕСТЕ

Камско-печорско-западноуральские смешанные темнохвойные леса

ПРЕДТУНДРОВЫЕ РЕДКОЛЕСЬЯ

12. Березово-еловые (*Picea obovata*, *Betula tortuosa*, *B. pubescens*), на восточном склоне с примесью пихты, кедра и лиственницы (*Abies sibirica*, *Pinus sibirica*, *Larix sibirica*) предгорные полярноуральские с куртинным подлеском из *Juniperus sibirica*, *Salix glauca*, *S. lanata*, местами *Betula nana*, кустарничковые (*Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *Empetrum hermaphroditum*) с мозаичным лишайниково-моховым покровом (*Pleurozium schreberi*, *Cladonia alpestris*, *C. rangiferina*, *C. sylvatica*), в сочетании с березовыми (*Betula tortuosa*) высокотрав-

ными (*Deschampsia flexuosa*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Geranium albiflorum*, *Veratrum lobelianum*) криволесьями и фрагментами горных кустарничковых тундр.

СЕВЕРОТАЕЖНЫЕ ЛЕСА

13. Кедрово-еловые и еловые с примесью кедра, березы (*Picea obovata*, *Pinus sibirica*, *Betula tortuosa*), а на восточном склоне и лиственницы (*Larix sibirica*) [2] североуральские горные лишайниково-моховые (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Rhacomitrium lanuginosum*, *Rhytidium rugosum*, *Cladonia amaurocraea*, *C. sylvatica*, *C. alpestris*, *C. rangiferina*, *Cetraria islandica*, *C. nivalis*) с травяно-кустарничковым покровом из гипоарктических и бореальных видов (*Empetrum hermaphroditum*, *E. nigrum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus*, *Rhodococcum vitis-idaea*, *Rubus arcticus*), с участием арктоальпийских растений (*Festuca supina*, *Arctous alpina*, *Pachypleurum alpinum*); преобладают черничные, голубичные, зеленомошные, брусничные.

14. Кедрово-еловые с березой (*Picea obovata*, *Pinus sibirica*, *Betula pubescens*) предуральские и уральские, большей частью редкостойные, долгомошные и сфагновые (*Polytrichum commune*, *Sphagnum girgensohnii*, *S. russowii*) травяно-кустарничковые (*Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *V. myrtillus*, *Carex globularis*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Eriophorum vaginatum*); преобладают чернично-долгомошные, голубично-сфагновые и осоково-сфагновые (гидрофитный вариант).

СРЕДНЕТАЕЖНЫЕ ЛЕСА

15. Пихтово-еловые и елово-пихтовые (*Picea obovata*, *P. obovata* × *P. abies*, *Abies sibirica*) зеленомошные (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Dicranum polysetum*) кустарничковые и травяно-кустарничковые (*Rhodococcum vitis-idaea*, *Vaccinium myrtillus*, *Linnaea borealis*, *Maianthemum bifolium*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Dryopteris dilatata*).

а) Предуральские равнинные.

б) Среднеуральские горные с примесью кедра, а на восточном склоне сосны (*Pinus sibirica*, *P. sylvestris*), с участием сибирских (*Aconitum septentrionale*, *Cacalia hastata*), местами неморальных видов (*Asperula odorata*, *Aegopodium podagraria*, *Pulmonaria obscura*) и липы (*Tilia cordata*) в подлеске; преобладают зеленомошные, черничные, кислично-мелкопапоротниковые, крупнопапоротниковые.

16. Кедрово-еловые и еловые с примесью кедра и пихты (*Picea obovata*, *Pinus sibirica*, *Abies sibirica*) предуральские и уральские сфагновые, реже долгомошные (*Sphagnum girgensohnii*, *S. centrale*, *S. russowii*, *Polytrichum commune*) травяно-кустарничковые (*Vaccinium myrtillus*, *Rhodococcum vitis-idaea*, *Ledum palustre*, *Carex globularis*, *Equisetum sylvaticum*, *Rubus chamaemorus*), преобладают хвощево-морошково-сфагновые, чернично-долгомошные (гидрофитный вариант).

ЮЖНОТАЕЖНЫЕ ЛЕСА

17. Пихтово-еловые и елово-пихтовые (*Abies sibirica*, *Picea obovata*, *P. obovata* × *P. abies*) с несомкнутым моховым покровом травяно-кустарничковые и травяные (*Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Dryopteris dilatata*, *D. carthusiana*, *D. filix-mas*, *Carex macroura*, *Rubus saxatilis*, *Crepis sibirica*, *Aconitum septentrionale*, *Anemone*

---

[2] Здесь и далее *Larix sibirica* Ledeb. (включая *L. sukaczewii* Dylis).

altaica) с участием неморальных видов (*Asarum europaeum*, *Pulmonaria obscura*, *Stellaria holostea*, *Aegopodium podagraria*).

а) Предуральские, местами с подлеском из липы (*Tilia cordata*); преобладают кислично-черничные, кислично-папоротниковые, неморальнотравяно-кисличные.

б) Средне- и южноуральские горные, иногда с примесью сосны на восточном склоне, с липой в подлеске, а местами и в древостое; преобладают неморальнотравяно-папоротниковые, неморальнотравяно-кислично-папоротниковые, травяно-кустарничковые.

ШИРОКОЛИСТВЕННО-ПИХТОВО-ЕЛОВЫЕ (ПОДТАЕЖНЫЕ) ЛЕСА

18. Пихтово-еловые (*Picea obovata*, *P. obovata* × *P. abies*, *Abies sibirica*) вятско-предуральские неморальнотравяные (*Aegopodium podagraria*, *Asarum europaeum*, *Stellaria holostea*, *Pulmonaria obscura*) сложные, с подлеском из *Tilia cordata*, *Euonymus verrucosa* с незначительным участием во втором подъярусе древостоя широколиственных пород (*Tilia cordata*, *Ulmus glabra*, *Acer platanoides*).

19. Широколиственно-пихтово-еловые прикамско-южноуральские (*Picea obovata*, *P. obovata* × *P. abies*, *Abies sibirica*, *Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Ulmus glabra*) неморальнотравяные (*Aegopodium podagraria*, *Pulmonaria obscura*, *Stellaria holostea*, *Asarum europaeum*, *Viola mirabilis*) с участием сибирских и уральских видов (*Aconitum septentrionale*, *Cacalia hastata*, *Bupleurum aureum*, *Knautia tatarica*, *Cicerbita uralensis*).

СОСНОВЫЕ ЛЕСА И ПРОИЗВОДНЫЕ СООБЩЕСТВА НА ИХ МЕСТЕ

Восточноуральско-западносибирские сосновые и лиственнично-сосновые леса

СЕВЕРОТАЕЖНЫЕ ЛЕСА

20. Сосновые с лиственницей и примесью темнохвойных (*Pinus sylvestris*, *Larix sibirica*, *Picea obovata*, *Pinus sibirica*) редкостойные североуральские горные с куртинным подлеском из *Betula nana* и *Alnus viridis* со слабо развитым мозаичным лишайниково-моховым (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Cladonia amaurocraea*, *C. alpestris*, *Peltigera aphthosa*) и травяно-кустарничковым (*Rhodococcum vitis-idaea*, *Empetrum nigrum*, *E. hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*, *Antennaria dioica*, *Rubus saxatilis*, *Gymnocarpium robertianum*, *Polypodium vulgare*) покровом, с участками каменистых обнажений; преобладают редкостойные мозаичные с гипоарктическими кустарничками зеленомошно-разнотравные, зеленомошные, брусничные.

СРЕДНЕ- И ЮЖНОТАЕЖНЫЕ ЛЕСА

21. Сосновые с примесью лиственницы (*Pinus sylvestris*, *Larix sibirica*) зеленомошные (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*) мелкотравно-кустарничковые (*Rhodococcum vitis-idaea*, *Vaccinium myrtillus*, *Lycopodium annotinum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Pyrola rotundifolia*, *Gymnocarpium dryopteris*); преобладают зеленомошные, брусничные.

а) Среднеуральские горные и предгорные.

22. Лиственнично-сосновые (*Pinus sylvestris*, *Larix sibirica*) с ракитником в подлеске (*Cytisus ruthenicus* s. l.) среднеуральские горные и предгорные зеленомошные (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*) травяно-кустарничковые (*Rhodococcum vitis-idaea*, *Vaccinium myrtillus*,

Calamagrostis arundinacea, *Rubus saxatilis*, *Geranium sylvaticum*); преобладают травяно-кустарничково-зеленомошные, кустарничковые.

23. Сосновые с примесью лиственницы, часто с липой в подлеске, реже — во втором подъярусе древостоя (*Pinus sylvestris*, *Larix sibirica*, *Tilia cordata*) средне- и южноуральские горные и предгорные травяные (*Calamagrostis arundinacea*, *Pteridium aquilinum*, *Rubus saxatilis*, *Aegopodium podagraria*, *Geranium sylvaticum*, *Melica nutans*, *Brachypodium pinnatum*); преобладают вейниковые, орляковые.

Южноуральские предлесостепные сосновые и лиственнично-сосновые леса

24. Сосновые, иногда с примесью лиственницы и березы (*Pinus sylvestris*, *Larix sibirica*, *Betula pendula*) с ракитником в подлеске (*Cytisus ruthenicus* s. l.) горные и предгорные травяные, с участием элементов сухих осветленных лесов (*Pteridium aquilinum*, *Calamagrostis arundinacea*, *Rubus saxatilis*, *Bupleurum aureum*, *Brachypodium pinnatum*, *Trifolium lupinaster*, *Libanotis sibirica*, *Filipendula vulgaris*); преобладают вейниковые, орляковые, разнотравные.

25. Сосновые, иногда с примесью лиственницы (*Pinus sylvestris*, *Larix sibirica*) с подлеском из *Cerasus fruticosa*, *Spiraea crenata*, *Cotoneaster melanocarpus*, горные и предгорные, остепненные (*Calamagrostis epigeios*, *Phleum phleoides*, *Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata*, *Veronica spicata*, *V. chamaedrys*, *Dracocephalum ruyschiana*); преобладают наземновейниковые, остепненноразнотравные.

БЕРЕЗОВЫЕ ЛЕСА

Зауральско-западносибирские березовые и осиново-березовые леса

26. Березовые и осиново-березовые (*Betula pendula*, *B. pubescens*, *Populus tremula*) леса часто с подлеском из *Cerasus fruticosa*, *Spiraea crenata*, *Cotoneaster melanocarpus* и остепненным травяным покровом (*Festuca valesiaca*, *Phleum phleoides*, *Phlomis tuberosa*, *Fragaria viridis*, *Filipendula vulgaris*, *Vicia cracca*, *Trifolium montanum*), иногда более или менее заболоченные (*Carex omskiana* и др.).

ЛИСТВЕННИЧНЫЕ ЛЕСА́ И РЕДКОЛЕСЬЯ

Восточноуральско-западносибирские лиственничные леса

27. Лиственничные (*Larix sibirica*) редкостойные леса и редколесья с подлеском из *Betula nana*, *Salix glauca*, *S. lapponum* с мозаичным мохово-лишайниковым (*Cladonia sylvatica*, *C. rangiferina*, *Cetraria cucullata*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*) и кустарничковым (из гипоарктических и бореальных кустарничков — *Vaccinium uliginosum*, *Empetrum nigrum*, *E. hermaphroditum*, *Rhodococcum vitis-idaea*) покровом.
    - *а*) Печорские равнинные с участием арктоальпийских видов (*Arctous alpina*).
    - *б*) Североуральские горные и предгорные с примесью *Betula tortuosa*, местами с развитым травяным покровом (*Deschampsia flexuosa*, *Polygonum bistorta*, *Veratrum lobelianum*), с участием арктоальпийских (*Valeriana capitata*, *Anthoxanthum alpinum*, *Pachypleurum alpinum*, *Allium schoenoprasum*) видов.

ШИРОКОЛИСТВЕННЫЕ ЛЕСА И ПРОИЗВОДНЫЕ СООБЩЕСТВА НА ИХ МЕСТЕ

Восточноевропейские широколиственные леса

28. Дубовые и липово-дубовые из дуба черешчатого с примесью других широколиственных пород (*Quercus robur*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Ulmus glabra*, *U. laevis*) мезофитные.

а) Уральские горные и предгорные липово-дубовые и кленово-липово-дубовые злаково-высокотравно-папоротниковые (*Dryopteris filix-mas*, *Athyrium filix-femina*, *Aconitum septentrionale*, *Festuca altissima*, *F. gigantea*) с участием уральских видов (*Cicerbita uralensis*, *Lathyrus litvinovii*, *Knautia tatarica*).

29. Дубовые (*Quercus robur*) пристепные разреженные, частью байрачные, со значительной примесью в подлеске и покрове степных и опушечных видов (*Caragana frutex*, *Cerasus fruticosa*, *Amygdalus nana*, *Brachypodium pinnatum*, *Origanum vulgare*, *Pyrethrum corymbosum*, *Phlomis tuberosa*) гемиксерофитные.

а) Приуральские сыртовые с примесью сосны и уральские предгорные.

30. Липовые с примесью других широколиственных пород (*Tilia cordata*, *Quercus robur*, *Acer platanoides*, *Ulmus laevis*, *U. glabra*) злаково-разнотравные (*Asperula odorata*, *Dryopteris filix-mas*, *Calamagrostis arundinacea*, *Zerna benekenii*, *Festuca gigantea*, *Brachypodium sylvaticum*) мезофитные.

а) Уральские горные и предгорные смешанные (*Tilia cordata*, *Ulmus glabra*, *Acer platanoides*, *Quercus robur*) с участием сибирских и уральских элементов (*Cacalia hastata*, *Anemone altaica*, *Knautia tatarica*, *Cicerbita uralensis*, *Lathyrus litvinovii*).

СТЕПИ И СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫЕ ЗЕМЛИ НА ИХ МЕСТЕ

Причерноморские степи

ЛУГОВЫЕ СТЕПИ И ОСТЕПНЕННЫЕ ЛУГА

31. Луговые восточноевропейские степи и остепненные луга (*Stipa pennata*, *S. tirsa*, *S. capillata*, *Festuca valesiaca*, *Carex humilis*, лугово-степное разнотравье), а местами и дубовые леса.

а) Закамско-волжско-уральские остепненные луга и луговые степи (без *Carex humilis*), почти целиком распаханные.

Заволжско-казахстанские и западносибирские степи

ЛУГОВЫЕ И БОГАТОРАЗНОТРАВНО-ТИПЧАКОВО-КОВЫЛЬНЫЕ СТЕПИ

32. Луговые степи и остепненные луга (*Festuca valesiaca*, *Stipa pennata*, *S. zalesskii*, *S. capillata*, *Poa angustifolia*, *Filipendula vulgaris*, *Pulsatilla flavescens*, *Phlomis tuberosa*, *Peucedanum morisonii* и многие другие), почти целиком распаханные.

33. Богаторазнотравно-типчаково-ковыльные заволжско-казахстанские степи (*Stipa tirsa*, *S. zalesskii*, *S. pulcherrima*, *S. lessingiana*, *S. capillata*, *Festuca valesiaca*, *Filipendula vulgaris*, *Trifolium montanum*, *Crambe tataria*, *Salvia nutans*), почти целиком распаханные.

34. Луговые и богаторазнотравно-типчаково-ковыльные южноуральские низкогорные (*Stipa pennata*, *S. tirsa*, *S. zalesskii*, *S. capillata*, *Fes-*

tuca valesiaca, *Helictotrichon desertorum*, *Carex pediformis*, *C.supina*, *Pulsatilla patens*, *Fragaria viridis*, *Filipendula vulgaris*, *Trifolium montanum*, *Artemisia armeniaca*, *A. latifolia*, *A. sericea*) с участками «каменистых степей» (*Elytrigia reflexiaristata*, *E. pruinifera*, *Dianthus acicularis*, *Oxytropis gmelinii*, *O. approximata*, *Bupleurum multinerve*, *Onosma simplicissimum*), частично распаханные, в сочетании с остепненными лугами, зарослями степных кустарников и березовыми лесками.

ЛИТЕРАТУРА

Гербих А. А., С. А. Грибова, Т. И. Исаченко, А. С. Карпенко, Е. М. Лавренко, В. В. Липатова, Т. К. Юрковская. (1970). Карта растительности СССР, м. 1 : 2 500 000 (принципы, методы, состояние работы по европейской части страны). Бот. ж., 55, 11. — Геоботаническая карта СССР. (1954). М. 1 : 4 000 000. — Гордягин А. Я. (1895). Растительность известковых скал на реке Туре в Пермской губ. Тр. Общ. естествоиспыт. при Казанск. унив., 28, 2. — Гордягин А. Я. (1901). Материалы для познания почв и растительности Западной Сибири. Тр. общ. естествоиспыт. при Казанск. унив., 35, 2. — Городков Б. Н. (1926а). Полярный Урал в верхнем течении рек Соби и Войкара. Изв. АН СССР, 9. — Городков Б. Н. (1926б). Полярный Урал в верхнем течении р. Соби. Тр. Бот. музея АН СССР, 19. — Городков Б. Н. (1929). Полярный Урал в верховьях рек Войкара, Сыни и Ляпина. Матер. комисс. эксп. исслед. АН СССР, сер. Урал. 7. — Горчаковский П. Л. (1965). О соотношении между горизонтальной зональностью и вертикальной поясностью растительного покрова на примере Урала и прилегающих равнин. Тр. Инст. биологии УФАН СССР, 42. — Горчаковский П. Л. (1966). Флора и растительность высокогорий Урала. — Горчаковский П. Л. (1967). Красноуфимская лесостепь — ботанический феномен Предуралья. Бот. ж., 52, 11. — Горчаковский П. Л. (1968а). Растительность. В кн.: Урал и Приуралье. — Горчаковский П. Л. (1968б). Растения европейских широколиственных лесов на восточном пределе их ареала. — Горчаковский П. Л. (1969). Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. — Горчаковский П. Л. (1972). Широколиственные леса и их место в растительном покрове Южного Урала. — Горчаковский П. Л., Н. П. Крыленко. (1969). Степная растительность хребта Ирендык на Южном Урале. Тр. Инст. экологии растений и животных УФАН СССР, 69. — Горчаковский П. Л., Н. П. Ромахина. (1966). Северные форпосты степной растительности на предгорьях Урала (в пределах Красноуфимской лесостепи). Зап. Свердловск. отд. ВБО, 4. — Грибова С. А., Т. И. Исаченко, А. С. Карпенко, А. А. Юнатов. (1966). О «Карте растительности СССР», м. 1 : 2 500 000. В кн.: Геоботаническое картографирование. — Грибова С. А., Т. И. Исаченко, А. С. Карпенко, Е. М. Лавренко, В. В. Липатова, Н. П. Литвинова, И. Т. Федорова, Т. К. Юрковская. (1975). Растительность Европейской части СССР и Закавказья (проект легенды обзорной «Карты растительности европейской части СССР»). В кн.: Геоботаническое картографирование. — Игошина К. Н. (1943). Остатки широколиственных ценозов среди пихтово-еловой тайги Среднего Урала. Бот. ж. СССР, 28, 4. — Игошина К. Н. (1963). Карта растительности Урала. — Игошина К. Н. (1964). Растительность Урала. Тр. БИН АН СССР, серия 3, Геоботаника, 16. — Карта растительности европейской части СССР. (1948). М. 1 : 2 500 000. — Коржинский С. И. (1891). Северные границы черноземной области восточной половины европейской России в ботанико-географическом и почвенном отношениях. II. Фитотопографические исследования в губ. Симбирской, Самарской, Уфимской, Пермской и отчасти Вятской. Тр. Общ. естествоиспыт. при Казанск. унив., 22, 6. — Коржинский С. И. (1894). Следы древней растительности на Урале. Изв. имп. Акад. наук, 1. — Крашенинников И. М. (1937). Анализ реликтовой флоры Южного Урала в связи с историей растительности и палеогеографией плейстоцена. Сов. бот., 4. — Крашенинников И. М. (1939). Основные пути развития растительности Южного Урала в связи с палеогеографией Северной Евразии в плейстоцене и голоцене. Сов. бот., 6—7. — Крылов П. Н. (1878, 1881). Материал к флоре Пермской губернии. Тр. Общ. естествоиспыт. при Казанск. унив., 6, 6; 9, 5. — Пономарев А. Н. (1945). Об относительной стенотопности кальцефитов флоры Среднего Урала в связи с их реликтовым характером. ДАН СССР, 48, 3. — Пономарев А. Н. (1949). О лесостепном флористическом комплексе Северного и северной части Среднего Урала. Бот. ж., 35, 4. — Сочава В. Б. (1945). Фрагменты горной степи на Среднем Урале. Сов. бот., 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград
и
Институт экологии животных
УНЦ Академии наук СССР,
Свердловск.

Получено 16 XII 1974.

SUMMARY

A new geobotanical map of the Urals and Cis-Ural territories has been compiled. This map is a part of the survey map of vegetation of the European part of the U. S. S. R., ready for publication. The map bases on the regional-typological principles. The mapped subdivisions are grouped in the legend considering geographical, floristic, typological and ecological criteria. The legend and 3 fragments of the survey map are pubished, as well as a schematic map of vegetation of Urals and Cis-Ural region. The new map is more filled with information as compared to previously published geobotanical maps of this territory, it gives a more detailed and objective picture of the structure and regularities of vegetation cover distribution.

УДК 581.162.1 : 576.1

Э. С. Терёхин

О СПОСОБАХ, НАПРАВЛЕНИЯХ И ЭВОЛЮЦИОННОМ ЗНАЧЕНИИ РЕДУКЦИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СТРУКТУР

E. S. TERYOKHIN. ON THE MODES, DIRECTIONS AND EVOLUTIONARY SIGNIFICANCE OF REDUCTION OF BIOLOGICAL STRUCTURES

В статье обсуждаются основные аспекты проблемы редукции биологических структур (главным образом на примерах эволюционных преобразований паразитных покрытосеменных растений). Вступительная часть статьи посвящена обзору существующих представлений о причинах, способах осуществления и эволюционном значении процессов редукции в мире животных и растений. Основные заключения, вытекающие из обзора литературы и обсуждения оригинальных материалов, сводятся к следующему. Редукции подвержены структуры, утратившие свое адаптивное значение. Редукция той или иной структуры обусловлена изменением или иммобилизацией функций, происшедших в результате изменений в образе жизни. Редукция всегда осуществляется путем постепенного (в ряду поколений) недоразвития редуцирующейся структуры. Мы выделяем три последовательных этапа осуществления редукции (цитогенный, гистогенный и органогенный) и два основных ее направления (редукцию общую и редукцию дифференциальную). Эти два направления редукции соответствуют выделенным А. Н. Северцовым двум формам редукции, осуществляемой путем рудиментации. Процессы афанизии составляют особый класс явлений и не могут быть включены в понятие редукции. Каждый процесс редукции имеет свою определенную форму, которая складывается из того или иного сочетания направлений редукционного процесса и областей его проявления. Редукции являются эволюционным морфогенетическим механизмом неотенических преобразований. Редукции — основной и, по-видимому, единственный механизм структурной деспециализации онтогенеза. Существенная роль явлений редукции в эволюционном преобразовании органического мира представляется, таким образом, все более очевидной.

Проблема редукции биологических структур рассматривается в литературе главным образом в связи с вопросами адаптивного значения редуцированных структур (Дарвин, 1859, русск. изд. 1907; Plate, 1913; Тимирязев, 1922; Северцов, 1931а, б, 1949; Левитский, 1924—1925; Кольцов, 1934; Шмальгаузен, 1939, 1942; Тахтаджян, 1954, 1964, 1966, и др.), а также в связи с обсуждением морфогенетических способов осуществления процессов редукции (Weismann, 1887; Матвеев, 1935, 1937; Шмальгаузен, 1939, 1942; Крушинский, 1939; Федотов, 1940; Rensch, 1960; Brace, 1963; Prout, 1964, и др.).

Весьма существенно для выяснения значения явлений редукции в эволюционном процессе правильное представление о распространении этих явлений в природе. По мнению А. Н. Северцова (1949), редукции представлены во всех разделах живого мира. То же самое можно утверждать в сущности и о мире растений. Широкое распространение и обилие явлений редукции свидетельствует прежде всего о масштабах эволюционных структурных перестроек, а также о том, что процессы редукции не являются специфическими для отдельных ограниченных групп организмов (например, для паразитных организмов). Тем не менее до настоящего времени изучению явлений редукции уделяется меньше внимания, чем того заслуживает их роль, вероятно значительная, в эволюционном преобра-

зовании органического мира. К сожалению, меньше всего уделяют внимания изучению явлений редукции ботаники, поэтому в вводной части настоящей статьи мы вынуждены анализировать по большей части результаты исследований зоологических объектов.

Эволюционная сущность явления редукции сводится к постепенной утрате организмами в ряду поколений тех свойств и структур, которые существовали у предков (Терёхин, 1968а, 1973). Принятое в словаре Кеннета (Kenneth, 1953 : 395) определение редукции как явления структурного или функционального развития, менее совершенного, чем таковое у предков, говорит лишь о результатах редукции, но не о процессе как таковом. Предложенное нами определение отражает, по-видимому, интерпретацию этого процесса большинством исследователей, за исключением особых случаев, которые будут рассмотрены нами.

Дарвин (1859, русск. изд. 1907) высоко оценивал эволюционное значение редукционных изменений. Им созданы основы учения о рудиментарных органах. Дарвин предполагал, что каждый орган находится под властью естественного отбора, пока вследствие изменившегося образа жизни он не сделается бесполезным или даже вредным своей бесполезностью. Это не значит, однако, что уже редуцированная структура не может быть использована организмом для других функций. По мнению Дарвина, рудиментарность органов указывает на их происхождение от более развитых структур предков.

Позже Петер (Peter, 1910) и Плате (Plate, 1913) подчеркнули необходимость изучения функционального значения редуцированных структур.

Особенно полно развил учение об адаптивном значении редукции органов Северцов (1931а, б, 1939, 1949). По его мнению, орган начинает редуцироваться только в том случае, когда животное переходит в такую новую среду, в которой тот или другой орган становится для него ненужным, или когда функция одного органа замещается функцией другого или же функцией части редуцирующегося органа. А. А. Машковцев (1936) экспериментально подтвердил правильность идеи Северцова о роли выпадения функции в редукции структуры. Роль функций в явлениях структурной редукции подчеркивали также И. И. Шмальгаузен (1939, 1942), Эгерс (Eggers, 1939), Д. М. Федотов (1940) и Ремане (Remane, 1952).

Значение выпадения функции как основного фактора, вызывающего редукцию, признается и ботаниками. Так, Г. А. Левитский (1924—1925) отмечал, что сильное варьирование рудиментарного пестика естественнее всего объясняется утратой им функционального значения, вследствие чего орган выходит из-под контроля естественного отбора, поддерживающего на должной высоте лишь функционирующие структуры. Согласно А. Л. Тахтаджяну (1954), упрощение организации в процессе эволюции стоит в тесной связи с упрощением условий существования и вызывается упрощением физиологических задач.

Праут (Prout, 1964) отметил, что даже кажущиеся неадаптивными редукционные изменения на самом деле адаптивны, если учесть, что существование утратившей свою функцию структуры является несомненно вредным для организмов, обладающих такими структурами.

Н. К. Кольцов (1934) на ряде конкретных примеров показал роль функции не только в процессах редукции, но и в явлениях сохранения редуцированных структур. По его мнению, у предков позвоночных еще до того дня, как хорда и жаберные щели стали выполнять свои функции органов опоры и дыхания, они были организаторами, играющими роль в детерминации зародыша. После того как хорда потеряла свою роль органа опоры, а жаберные щели утратили дыхательную функцию, они все же остаются в онтогенезе в виде рудиментов, так как продолжают оставаться организаторами развития.

Против «функционального» объяснения явлений редукции высказываются некоторые исследователи, изучавшие пещерных обитателей. Редукция, по их мнению, является результатом случайного мутирования, приводящего к преадаптации форм, переходящих к обитанию в пещерах (Kos-

swig, 1937, по: Rensch, 1960; de Lattin, 1939, и др.). В представлении Косвига и Латина, к жизни в пещерах перешли те животные, которые были преадаптированы к пещерной жизни еще в наземных условиях (животные, живущие в условиях темноты и влажности). Вандель (Vandel, 1938) считает, что слепые формы и альбиносы, появившиеся на земле, внедряются в пещеры вследствие изменения тропических реакций. Нельзя забывать, однако, что условия темноты и влажности на земле — это в сущности «пещерные» условия жизни и приспособление к ним в своей основе аналогично приспособлению к жизни в пещерах. Поэтому правильнее говорить здесь именно о приспособлении к темноте и влажности как одном из основных условий пещерного обитания. В этом случае концепция «спонтанной» преадаптации к пещерному обитанию утрачивает свой смысл.

Таким образом, мнение большинства исследователей довольно единообразно: факторы структурной редукции, обусловливающие «включение» процесса редукции, являются эктогенетическими и относятся к функциональной сфере, т. е. к особенностям проявления жизнедеятельности (особенностям образа жизни).

Изучая в течение ряда лет эволюцию паразитных цветковых растений, мы получили данные, определенно подтверждающие представление о значении утраты или смены функций в редукции биологических структур. Структурная редукция, обусловленная переходом к чужеядному существованию, свойственна всем представителям всех специализированных таксонов паразитных цветковых растений. Прежде всего следует отметить редукцию корневой системы растений-паразитов. После перехода к питанию за счет растений-хозяев паразитные растения теряют способность к образованию корневых волосков, у них в значительной мере редуцируются структуры корневого апекса, а рудименты апикальных структур преобразуются в гаусториальные органы. Эти изменения характерны для всех специализированных паразитных растений, для «корневых» и «стеблевых» паразитов, для ксенопаразитных и аллелопаразитных растений; у «стеблевых» паразитов (повиликовые, ремнецветниковые) корневая система редуцируется полностью или почти полностью.

По мере развития метаболизма гетеротрофного типа у паразитных растений редуцируются и листья. В далеко зашедших случаях оказывается подверженной редукции вся вегетативная сфера растения (некоторые ремнецветниковые, раффлезиевые, заразиховые).

Вторичность явлений редукции у паразитных цветковых не подлежит сомнению, поскольку покрытосеменные растения переходят к паразитному существованию на основе фотоавтотрофного типа структурной организации. Обусловленность же структурной редукции паразитных покрытосеменных именно изменением способа питания, переходом от фотоавтотрофного к чужеядному питанию, подтверждается не только взаимосвязанностью уровней специализации чужеядного питания и структурной редукции, но также и данными о взаимосвязи способов чужеядного питания и форм редукции (Терёхин, 1968а, 1972а, б, 1973).

Одной из характерных черт специализации паразитизма покрытосеменных является тенденция к все более раннему (онтогенетически) переходу проростка паразитного растения к чужеядному питанию. На последних этапах специализации структурная редукция спорофита обнаруживается уже у зародышей. Нам удалось классифицировать основные способы чужеядного питания и основные формы структурной редукции зародышей. Оказалось, что четырем оригинальным способам перехода растений к чужеядному питанию соответствуют четыре оригинальных формы структурной редукции (Терёхин, 1968а, 1972б, 1973). Следует отметить при этом, что таксономические границы способов чужеядности паразитных покрытосеменных и соответствующих им форм структурной редукции зародышей полностью совпали.

Менее сходны представления исследователей о способах осуществления редукционных изменений. Различие взглядов на морфогенетические

механизмы редукции может быть сведено к следующим основным представлениям:

— редукция является результатом прямого отбора наследуемых морфогенетических изменений (Prout, 1964, и др.);

— редукция может быть обусловлена направленным давлением мутагенеза (Brace, 1963);

— редукция может явиться результатом негативного аллометрического роста или результатом конкурентных отношений структур в организме, развивающихся на основе принципа заимствования материалов (Weismann, 1887; Plate, 1913; Матвеев, 1935, 1937; Rensch, 1960, и др.);

— редукция может происходить вследствие нарушения корреляций, осуществляющихся в результате выпадания биологических координаций (Шмальгаузен, 1939, 1942; Крушинский, 1939; Федотов, 1940, и др.).

По мнению Праута (1964), многие явления структурной редукции есть результат прямого отбора организмов с наследственно закрепленными эпигенетическими изменениями, что объясняется тем фактом, что структура, утратившая свое адаптивное значение, является для организма «лишней» и с этой точки зрения вредной.

Брейс (Brace, 1963) исходит из предположения, что спонтанный мутагенез достаточен для того, чтобы вызвать редукцию, поскольку большинство мутаций, или по крайней мере многие, действуют в направлении редукции.

Ренш (Rensch, 1960) при обсуждении явлений редукции придал большое значение процессам негативной аллометрии и компенсаторным процессам в морфогенезе. Согласно его представлениям, в основе морфогенетического осуществления редукции находятся процессы негативно-аллометрического роста, которые и являются непосредственной причиной, приводящей в процессе эволюции к редукционным изменениям. Наряду с явлениями негативной аллометрии Ренш рассматривает в качестве одного из морфогенетических механизмов редукции и явления заимствования материалов. Этот последний процесс объясняет, по его мнению, длительное существование рудиментов в эволюции.

Интересные взгляды на проблему структурной редукции были высказаны Шмальгаузеном (1939, 1942) и Л. В. Крушинским (1939). Шмальгаузен считает, что явления редукции обусловливаются выпадением координаций (эволюционных корреляций), сначала биологических вследствие потери их значения в борьбе за существование, а затем динамических и морфогенетических. Этот процесс сопровождается расшатыванием всей системы морфогенетических и эргонтических корреляций, определяющих онтогенетическое развитие органов и их закономерные соотношения, что и приводит к редукции. По мнению Крушинского, явление автоматического сохранения ранних стадий развития обусловливает большую вероятность того, что редукция начнется с поздних этапов развития органа. При мутации признак будет развиваться сходно с материнским признаком до стадии, на которой реализуется мутационное изменение, и здесь-то отношение между развитием нормальной и изменившейся структуры будет сходно с отношениями между признаками предка и потомка.

Изучение структурной редукции у паразитных покрытосеменных (Терёхин, 1968а, 1973) свидетельствует о том, что редукция осуществляется здесь путем прямого отбора наследственно закрепленных эпигенетических изменений, происходящих в направлении сокращения развития редуцирующейся структуры. Данные о соответствии форм редукции зародышей и способов перехода проростков к чужеядному питанию свидетельствуют против идей Брейса (1963) о достаточности явлений спонтанного мутагенеза для объяснения редукции. Эти же данные свидетельствуют и против представлений Ренша (1960) о большом значении для направленной эволюционной редукции процессов негативной аллометрии. Аллометрия выступает здесь как результат редукции, а не ее причина. Не подтверждаются на нашем материале и представления о значительной роли компенсаторных процессов в явлениях редукции.

К представлениям Шмальгаузена (1939, 1942) о взаимосвязи выпадения биологических и морфогенетических координаций в явлениях редукции мы можем присоединиться лишь отчасти. Вне сомнения находится ведущая роль выпадения биологических координаций в структурной редукции. Однако элиминация морфогенетических корреляций, как показывает изучение паразитных растений, происходит в онтогенезе только в результате пришедшей редукции, но не наоборот. Изменение коррелятивных отношений в раннем эмбриогенезе мы наблюдали только у наиболее высокоспециализированных видов (*Aeginetia indica* и *Moneses uniflora*). Нам представляется, что они обусловлены не столько происшедшими редукционными изменениями, сколько изменениями функции редуцированных зародышей в новых условиях паразитного существования. Явление автоматического сохранения ранних стадий развития следует очевидно, понимать в том смысле, что редукция всегда осуществляется последовательными этапами, начиная с конечных стадий развития, идет в направлении, противоположном развитию в онтогенезе; самостоятельного, обусловливающего значения для эволюционной редукции это явление, по-видимому, не имеет.

На ход редукции в направлении, противоположном направлению хода онтогенетического развития (закон Бэра), указывал уже Фюрбрингер (Fürbringer, 1870). Эта закономерность была отмечена и нами при изучении редукции у паразитных цветковых растений. Было выделено в этой связи три последовательных этапа осуществления редукционного процесса: цитогенная редукция (уменьшение числа клеток, составляющих редуцирующуюся ткань), гистогенная редукция (уменьшение числа тканей, составляющих редуцирующийся орган) и органогенная редукция (уменьшение числа органов редуцирующейся системы органов). Было показано, что редукция всегда начинается на цитогенном уровне и впоследствии переходит на гистогенный и органогенный уровни (Терёхин, 1968а, 1973).

Разработка проблемы морфогенетических способов осуществления редукции привела Северцова к созданию учения о двух основных типах структурной редукции. Как известно, Северцов (1931а, б, 1939, 1949) различал следующие основные типы структурной редукции: редукцию посредством рудиментации и редукцию посредством афанизии. При рудиментации «строение дегенерирующего органа постепенно упрощается в течение следующих друг за другом поколений из-за отсутствия образования конечных стадий развития частей данного органа», «последовательность в выпадении частей органа при филогенетической рудиментации соответствует обратной последовательности развития этих частей в нередуцирующихся органах», «уменьшенный и структурно упрощенный рудимент сохраняется у взрослых животных в течение очень многих поколений», «редуцирующийся орган бесполезен животному во все периоды жизни» (Северцов, 1949 : 475, 507). При афанизии «эмбриональный зачаток дегенерирующего органа закладывается неуменьшенным, и его эмбриональное развитие вплоть до известной стадии протекает совершенно нормально», «начиная с известных стадий развития, дегенерирующий эмбриональный орган начинает уменьшаться в размерах и в течение короткого времени редуцируется целиком, так что у взрослого животного от него не остается никаких рудиментов», «редуцирующийся орган полезен животному либо в течение эмбрионального развития, либо в период молодости» (Северцов, 1949 : 475).

Важно отметить, что уменьшение размеров органа, происходящее в процессе рудиментации, обусловливается, по Северцову, явлениями отрицательного архаллаксиса через уменьшение первых зачатков; упрощение же строения редуцирующегося органа достигается путем отрицательного архаллаксиса через выпадение зачатков (Северцов, 1949 : 465, 468, 471—473, 506, 507). При афанизии орган постепенно исчезает путем отрицательной анаболии или отрицательной девиации (Северцов, 1949 : 507).

Наши представления, основанные на изучении редукции у паразитных покрытосеменных, не во всем совпадают с представлениями, развитыми

Северцовым. В то же время совпадение определенных результатов нашего исследования редукции паразитных цветковых растений с его выводами позволяет нам предполагать, что имеющиеся расхождения вызваны не различиями объектов исследования, но различиями по существу.

Из примеров, приведенных Северцовым (1939, 1949), можно видеть, что афанизиями он называл явления деструкции (лизиса) тканей, протекающие в пределах одного онтогенеза. Явления деструкции (афанизии) тканей широко представлены и в мире растений. Деструкция наблюдается, например, при лизисе трех из четырех макроспор в семяпочках покрытосеменных растений. Лизис тканей широко представлен в онтогенезе нуцеллуса семепочки и покровов семени, в процессе развития оболочки микроспорангия, в гаусториальных структурах эндосперма и зародыша.

Строго говоря, эти явления нельзя рассматривать в качестве редукций. Помимо того, что эти процессы деструкции повторяются в онтогенезе каждого последующего поколения, следует отметить и то, что лизирующие структуры до начала дегенерации представлены в каждом следующем поколении неуменьшенными и неупрощенными, что отмечал и сам Северцов. Разумеется, становление явлений лизиса тканей — процесс эволюционный, однако само это явление не может рассматриваться в одном ряду с явлениями собственно редукции, в том ее смысле, как отмечено в приведенном выше определении этого процесса. Афанизии — это, по-видимому, особый класс явлений, требующий специального изучения и обсуждения.

Изучение редукции эмбриональных, эндоспермальных и репродуктивных половых структур паразитных покрытосеменных показывает, что можно различить здесь два основных направления (типа) редукции, осуществляемой посредством рудиментации. Первое из них мы назвали направлением общей редукции. При этом типе редукции уменьшаются общие размеры редуцирующейся структуры (за счет уменьшения конечного числа клеток). Строение редуцирующейся структуры при этом не изменяется. Второй тип редукции путем рудиментации мы назвали редукцией дифференциальной. При этом типе редукции избирательно элиминируются определенные соподчиненные структуры и общее строение редуцирующейся структуры изменяется, таким образом, в сторону ее упрощения.

Оба основных направления (типа) редукции могут осуществляться либо в разное время в отношении одной и той же структуры, либо в одно и то же время в отношении разных структур одного структурного комплекса, либо, наконец, в одно и то же время в отношении одной и той же структуры. Последний случай встречается наиболее часто, и не всегда объект изучения достаточно удобен для распознавания сопряженного действия обоих типов редукционных изменений. В любом случае редукция всегда начинается с редукции общего типа. Крайние случаи общей редукции, приводящие к элиминации редуцирующейся структуры, составляют содержание редукции дифференциальной. Рассмотрим некоторые примеры раздельного и сочетанного проявления обоих типов редукции. Явления общей редукции обнаружены нами на отдельных этапах эволюционных изменений зародышей паразитных норичниковых, заразиховых, грушанковых и орхидных, а также при редукционных изменениях эндосперма паразитных покрытосеменных. Так, например, при сравнении зародышей хлорофиллоносных паразитных представителей семейства норичниковых можно наблюдать уменьшение общих размеров зародыша за счет уменьшения числа клеток в каждой из тканей, составляющих «тело» зародыша. Уровень тканевой дифференциации зародышей и «ассортимент» его органов при этом не изменяются. То же самое можно наблюдать на более поздних этапах эволюции зародышей заразиховых, грушанковых и орхидных. Здесь уже на фоне упрощенных зародышей происходит их дальнейшая общая редукция, выражающаяся лишь в уменьшении общего количества клеток, составляющих редуцированные зародыши. Напротив, для зародышей повиликовых, при сравне-

нии их с автотрофными родственными формами, характерна полная элиминация семядолей и радикулы без сколько-нибудь заметного уменьшения общих размеров зародыша. Здесь мы наблюдаем уже дифференциальный результат предшествующих этапов редукции. Нам представляется что выделенный Штейнером и Андерсом (Steiner, Anders, 1946) тип «адаптивной редукции» может быть включен в понятие дифференциальной редукции, согласно приведенному выше ее определению.

При изучении явлений редукции всегда важно иметь в виду структурный уровень осуществления редукции. При далеко зашедшей общей редукции данной структуры редукционные изменения переходят на другой, более высокий уровень и полная элиминация данной редуцирующейся структуры означает одновременно дифференциальную редукцию более общей структуры. Так, например, конечный этап общей редукции семядолей по отношению к зародышу в целом может рассматриваться как пример дифференциальной редукции зародыша.

Многие примеры редукции зародышей паразитных покрытосеменных дают отчетливую картину сопряженного проявления обоих типов редукции. Процессы такого рода хорошо прослеживаются на примерах эволюционных рядов редукции зародышей в семействах норичниковых, заразиховых, раффлезиевых, ремнецветниковых, орхидных. Здесь наряду с общим уменьшением размеров зародышей можно наблюдать различные и при том вполне определенные формы дифференциальной редукции. Конечные этапы редукции зародышей заразиховых, например, характеризуются полной элиминацией семядолей и апекса побега и лишь гистогенной редукцией радикулы, преобразованной в гаусторий. С другой стороны, для зародышей слабо специализированных орхидных характерна элиминация радикулы при сохранении семядоли и апекса побега (Терёхин, 1968а, 1973, и др.).

Из изложенного выше можно видеть, что, как и Северцов, мы различаем в явлениях редукции два процесса: общее уменьшение размеров (биомассы) редуцирующейся структуры и ее упрощение. Однако в отличие от взглядов Северцова мы не считаем возможным объединить эти два оригинальных направления редукции в один тип редукции путем рудиментации, несмотря на их частое сопряженное проявление.

В тех случаях, когда удавалось построить более полные ряды (сериации) гомологичных структур, редуцирующихся в одном направлении, мы всегда убеждались, что редукция крайних членов ряда есть следствие постепенных последовательных эволюционных преобразований, начинающихся с конечных стадий развития и распространяющихся впоследствии на все более ранние стадии. Это обстоятельство не позволяет нам согласиться с мнением Северцова, что редукционные изменения сколько-нибудь сложных структур могут начаться непосредственно с зачаточных стадий редуцирующейся структуры. Эволюционная редукция — всегда результат последовательных терминальных изменений, результат их постепенной аккумуляции. Последовательность в выпадании частей органа при рудиментации всегда соответствует обратной последовательности развития этих частей в нередуцированных гомологичных органах. Эти взгляды хорошо согласуются с основными положениями «закона Бэра», и наш материал также подтверждает их вполне.

Сопоставляя рудиментации и афанизии, Северцов (1949 : 475) отмечал, что редуцирующийся орган при редукции по типу рудиментации является бесполезным во все периоды его существования. Выяснение этого вопроса весьма важно для правильной оценки эволюционного смысла и значения явлений редукции. Полученные нами данные свидетельствуют о том, что если орган полностью утрачивает свою функцию и, следовательно, свое адаптивное значение, он редуцируется также полностью, без остатка. При этом редукция может происходить очень быстро. Так, например, в границах одного рода (*Striga*) можно наблюдать полную утрату зародышем семядолей и эпикотиля. С другой стороны, в эволюции паразитных покрытосеменных можно наблюдать примеры неполной редукции, когда редуциро-

ванный до определенной стадии своего развития орган начинает выполнять иную функцию. В этом случае основная функция органа не утрачивается полностью, но только ослабляется и заменяется иной функцией на структурной основе рудимента. Пример — сохранение рудимента радикальной области зародыша у высокоспециализированных паразитных растений из семейств заразиховых, баланофоровых, ремнецветниковых, грушанковых, у которых рудимент радикулы служит основой для развития гаусториального органа. Не менее яркие примеры теснейших взаимосвязей между изменением функций и структурной редукцией дает нам изучение редукции листьев паразитных растений. В процессе эволюции большинства паразитных таксонов происходят постепенное ослабление функции фотосинтеза и соответственно утрата хлорофилла и редукция листьев. Вместе с тем редуцированные бесхлорофильные листья-чешуи сохраняются у этих растений в течение периода прорастания и засыхают обычно ко времени созревания половых репродуктивных структур. Оказалось, что во время прорастания эти чешуи выполняют защитные функции в отношении апекса проростка. Каждому таксону свойственно свое характерное сложение защитных чешуй.

Приведенные примеры наглядным образом убеждают в том, что структурная редукция происходит только тогда и только постольку, когда и поскольку редуцирующаяся структура утрачивает определенные функции. Сохранение рудиментов обусловливается сохранением части функций и приобретением новых функций на основе рудиментарных структур. Эти соображения не позволяют нам согласиться с утверждением Северцова, что редуцирующийся орган при редукции по типу рудиментации обязательно должен быть бесполезным во все периоды своего существования.

Точное соответствие между утратой функций (биологического значения) и структурной редукцией является прямым ответом на вопрос о роли и значении явлений редукции в эволюционном процессе: редукции выполняют в эволюции «санитарную» роль элиминации структур, утративших свое адаптивное значение. Эта элиминация происходит в строго необходимой мере, что еще раз подтверждает значение естественного отбора в явлениях структурной редукции.

Сказанным выше эволюционное значение структурной редукции отнюдь не исчерпывается. Тот факт, что при редукции последовательно элиминируются терминальные, т. е. наиболее специализированные, этапы онтогенеза, свидетельствует о том, что редукции имеют важнейшее значение для филогенетического развития органического мира.

Как известно, Северцов (1939, 1949) различал явления общей дегенерации и явления частичной дегенерации (или редукции отдельных органов). В отличие от редукции отдельных органов общая дегенерация (катаморфоз, по Шмальгаузену, 1939 : 153) означает регресс организма как целого. Явления общей дегенерации базируются на широко редукционных процессах, когда редуцируются многие органы, часто целые системы органов (Северцов, 1949 : 237). Наиболее важное значение имеет при этом то обстоятельство, что к явлениям катаморфоза Шмальгаузен относит и неотенические преобразования (педоморфоз, педогенез, гипоморфоз). Большое эволюционное значение неотеническим преобразованиям придается, как известно, в связи с тем, что при неотении вследствие элиминации конечных, наиболее специализированных стадий развития организма происходит некоторая его деспециализация, что дает широкие возможности для эволюции в каких-либо новых направлениях (Тахтаджян, 1964). В связи с этим предполагается, что именно неотенические формы являются источником наиболее крупных филогенетических ветвей животного и растительного миров. По мнению Кольцова (1936) и Тахтаджяна (1964), неотеническим преобразованиям может быть подвержен как организм в целом, так и отдельные его органы. Слийпер (Slijper, 1936), обсуждая явления фетализаций (неотенических преобразований отдельных органов), отмечал, что при фетализации новый признак приобретается на основе того, что онтогенетическое развитие структуры у потомков не так далеко ушло

вперед, как это было у предков. Ремане (Remane, 1952) сопоставил явления редукции, фетализации и неотении. Он отметил, что при фетализации вполне обычны редукции и часто фетализация обнаруживается у видов, которые в филогенезе имели большие редукционные изменения.

Изучение примеров редукции показывает, что они представляют собой в сущности те же явления фетализаций, при которых рудименты сохраняют определенную функциональную способность и часто выступают в качестве нового признака. По мнению Ремане, фетализации в противоположность животному миру редко встречаются у растений. Однако все приведенные выше примеры редукций не позволяют нам с этим согласиться. Интересно отметить, что, как указывал Ремане, скопление фетализаций наблюдается обычно при эволюции вследствие более или менее резкого изменения образа жизни.

Таким образом, эволюционное значение и роль явлений редукции в неотенических преобразованиях (фетализациях) отдельных органов довольно ясны: редукции являются морфогенетическим механизмом осуществления фетализаций. Труднее поддается анализу роль редукции в неотенических преобразованиях организмов как целостных систем. Здесь наиболее привлекательным является представление, что неотенические преобразования общего характера есть аккумулятивный результат осуществления ряда «частных» неотенических преобразований (фетализаций). Однако некоторые примеры ювенилизации у животных форм (амбистома) как будто свидетельствует о том, что общие неотенические преобразования могут происходить и на иной основе, нежели та, которую дает совокупность редукционных изменений. Рассмотрим в этой связи более близкий нам пример метаморфизованного онтогенеза у паразитных покрытосеменных, в частности у заразиховых. Метаморфоз у заразих эволюционно развивался в связи с приспособлением к чужеядному питанию, и в связи с необходимостью очень раннего (онтогенетически) перехода спорофита к питанию на растении-хозяине (Терёхин, 1968б, 1973; Терёхин, Никитичева, 1968), в результате сложной цепи направленных редукционных преобразований. Ювенилизация онтогенеза проявляется здесь в том, что снимается фактически весь этап вегетации, оказываются снятыми и все структуры, обеспечивающие осуществление фототрофных процессов. Не зная истории эволюционного становления метаморфизованного способа онтогенеза у заразиховых, можно было бы предположить, что именно «катастрофические» процессы в онтогенезе заразих являются основой ювенилизации. На самом же деле, как показывает сравнительно-исторический анализ эволюции онтогенеза в группе норичниковые—заразиховые, становление метаморфоза и ювенилизации у заразих есть результат последовательных, направленных процессов редукции. В случае амбистомы мы имеем перед собой противоположный процесс перехода от метаморфизованного к «прямому» типу онтогенеза. Ювенилизация в онтогенезе амбистомы обеспечивается элиминацией имагинального этапа онтогенеза в целом. Будет ли и каким путем будет происходить здесь процесс закрепления онтогенетической ювенилизации ювенилизацией эволюционной, мы не знаем.

Примеры онтогенетической ювенилизации у саламандр явились исходной точкой для развития представлений об эволюционном значении неотенических преобразований (см. Терёхин, 1973). В современных представлениях эволюционистов ювенилизация не обязательно связывается с неотеническими преобразованиями в метаморфизованных онтогенезах (см. Тахтаджян, 1964). Все известные нам примеры эволюционной ювенилизации свидетельствуют о том, что она всегда является результатом аккумуляции постепенных терминальных аббревиаций. Опыт изучения эволюционных преобразований паразитных покрытосеменных растений еще раз подтверждает это положение. Представления о возможности «одноразового», катастрофического выпадения имагинальных стадий онтогенеза являются, по-видимому, неправомерным переносом представлений о характере онтогенетической ювенилизации в область представлений

об эволюционном процессе. Эти представления, на наш взгляд, не подкреплены достаточно убедительным фактическим материалом. Самое существенное здесь заключается, однако, в том, что представления о необходимой постепенности эволюционных преобразований в направлении редукции достаточны для объяснения любых, сколь угодно крупных преобразований в направлении ювенилизации. Отсюда следует, что явления постепенной редукции могут иметь решающее значение для эволюционного становления и тех форм неотенических преобразований, изучение которых в отрыве от исторического анализа может привести к заключению о возможности скачкообразного осуществления неотенических изменений.

И. Д. Романов (1944), изучив эволюцию женского гаметофита покрытосеменных растений, пришел к заключению, что эволюционное сокращение развития и упрощения строения зародышевых мешков представляют собой явление гипоморфоза (постоянной неотении, по Шмальгаузену, 1939 : 153). Он отмечает, что в отличие от редукции при явлениях гипоморфоза главная функция не утрачивается и структура не переходит в нефункционирующее рудиментарное состояние. Как мы показали выше, это представление о сущности редукции, восходящее к идеям Северцова, далеко не во всех случаях подтверждается фактическим материалом; во-первых, процесс редукции, как уже было отмечено, не всегда и не обязательно заканчивается полной элиминацией редуцирующейся структуры; во-вторых, редукция не обязательно связана с полной утратой всех или основной функции редуцирующейся структуры. Очевидная редукция халазальных структур зародышевого мешка орхидных совершилась без утраты женским гаметофитом основной его функции — обеспечения оплодотворения. Еще более убедительные примеры дает нам изучение явлений редукции зародышей паразитных покрытосеменных. Основная функция зародыша заключается, как известно, в обеспечении развития спорофита. При сохранении этой основной функции у зародышей паразитных растений мы обнаруживаем различные редукционные изменения. Рудиментарные зародыши паразитных покрытосеменных растений вполне способны тем не менее к выполнению своей основной функции.

В процессе эволюционного становления зародышевого мешка покрытосеменных были, вероятно, утрачены все те функции, которые обусловливали развитие гаметофита за те пределы, которые мы наблюдаем у цветковых. Как отметил Тахтаджян (1964 : 152), неотенические формы безархегониальных гаметофитов возникли в результате резкого ускорения их развития, что выразилось в сильной аббревиации онтогенеза. Однако аббревиация онтогенеза и есть редукция. Присоединяясь к представлениям Романова (1944) и Тахтаджяна (1954, 1964) о возможном возникновении зародышевого мешка покрытосеменных в результате неотенических преобразований, мы в то же время не можем согласиться с противопоставлением Романовым явлений гипоморфоза и редукции. «Гипоморфоз» зародышевого мешка покрытосеменных есть аккумулятивный результат редукции отдельных структур. Гипоморфоз зародышевого мешка и его редукция — явления одного порядка.

Подведем некоторые итоги обсуждению явлений структурной редукции. Изложенные выше соображения позволяют нам рассматривать процессы структурной редукции как результат постепенного («дозированного») устранения естественным отбором структур, утрачивающих свое функциональное (адаптивное) значение. Полученные нами данные не подтверждают представлений о необходимом нарушении морфогенетических корреляций как основе редукции. Не подтверждается и необходимость осуществления при редукции принципа заимствования материала.

В процессах структурной редукции мы различаем три последовательных этапа ее осуществления: редукцию цитогенную, редукцию гистогенную и редукцию органогенную. Мы различаем также два основных направления (два основных типа) структурной редукции: редукцию общую и редукцию дифференциальную. Эти типы редукции соответствуют выде-

ленным Северцовым двум формам редукции, осуществляемой путем рудиментации: редукции, направленной на уменьшение редуцирующейся структуры (общая редукция), и редукции, направленной на упрощение редуцирующейся структуры (дифференциальная редукция). Процессы афанизии составляют, по нашему мнению, особый класс явлений и не могут быть включены в понятие редукции. Каждый процесс редукции имеет свою определенную форму, которая складывается из того или иного сочетания направлений редукционного процесса и областей его проявления.

В заключение мы позволим себе высказать суждение, что, по-видимому, все сколько-нибудь существенные структурные эволюционные преобразования происходят с большим или меньшим участием редукционных процессов, поскольку все такие преобразования всегда обусловлены более или менее значительным изменением функций. Изменение функционального комплекса не может происходить без утраты хотя бы части функций и, следовательно, без редукции обеспечивавших эти функции структур.

Все такого рода преобразования являются в большей или меньшей степени неотеническими. Становится, таким образом, все более очевидной существенная роль явлений редукции в эволюционном преобразовании органического мира.

ЛИТЕРАТУРА

Д а р в и н Ч. (1907). Происхождение видов. Собр. соч., I. — К о л ь ц о в Н. К. (1934). Генетика и физиология растения. Биол. ж., 3,2. — К о л ь ц о в Н. К. (1936). Организация клетки. — К р у ш и н с к и й Л. В. (1939). Зародышевое сходство в свете закономерностей индивидуального развития организма. Усп. соврем. биол., XI. — Л е в и т с к и й Г. А. (1924—1925). О явлениях недоразвития в органах размножения спаржи *Asparagus officinalis* L. Тр. по прикл. бот. и селекц., 14, 2. — М а т в е е в Б. С. (1935). О заимствовании материала при развитии органов. Бюлл. Н.-и. инст. зоол. МГУ. — М а т в е е в Б. С. (1937). Задачи проблемы о соотношении онтогенеза и филогенеза. Изв АН СССР, сер. биол., 1. — М а ш к о в ц е в А. А. (1936). Смена эндогенных и экзогенных факторов эмбрионального развития в онтогенезе и филогенезе. Изв. АН СССР, сер. биол., 5. — Р о м а н о в И. Д. (1944). Эволюция зародышевого мешка цветковых растений Дисс. Ташкент. — (С е в е р ц о в А. Н.). S e w e r t z o v A. N. (1931a). Studien über die Reduction der Organe der Wirbeltiere. Zool. Jahrb., 53. — (С е в е р ц о в А. Н.) S e w e r t z o v A. N. (1931б). Rudimentation und vollständige Reduction der Organe der Tiere. Arch. Zool. Ital., 16. — С е в е р ц о в А. Н. (1939). Морфологические закономерности эволюции. — С е в е р ц о в А. Н. (1949). Морфологические закономерности эволюции. Собр. соч., 5. — Т а х т а д ж я н А. Л. (1954). Вопросы эволюционной морфологии растений. — Т а х т а д ж я н А. Л. (1964). Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. — Т а х т а д ж я н А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Т е р ё х и н Э. С. (1968a). К проблеме редукции зародыша паразитных покрытосеменных растений. В кн.: Морфология высших растений. — Т е р ё х и н Э. С. (1968б). Метаморфоз в онтогенезе покрытосеменных растений-паразитов. ДАН СССР, 178, 4. — Т е р ё х и н Э. С. (1972a). О возможности использования понятия «поведение» в изучении эволюции растений. Бот. ж., 57, 1. — Т е р ё х и н Э. С. (1972б). О соотношении структурного и поведенческого аспектов организации в эволюции. В кн.: Организация и эволюция живого. — Т е р ё х и н Э. С. (1973). Закономерности эволюционных преобразований эмбриональных и репродуктивных структур паразитных покрытосеменных растений. Дисс. Л. — Т е р ё х и н Э. С., З. И. Н и к и т и ч е в а. (1968). Постсеменное развитие паразитных *Angiospermae*. Метаморфоз. Бот. ж., 53, 1. — Т и м и р я з е в К. А. (1922). Исторический метод в биологии. — Ф е д о т о в Д. М. (1940). Современное состояние проблемы редукции органов и ее разработка в институте эволюционной морфологии АН СССР. Усп. соврем. биол., 13, 2. — Ш м а л ь г а у з е н И. И. (1939). Пути и закономерности эволюционного процесса.— Ш м а л ь г а у з е н И. И. (1942). Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. — B r a c e L. (1963). Structural reduction in evolution. Amer. Naturalist, 97, 892 : 39—49. — E g g e r s F. (1939). Phyletische Korrelation bei der Flügelreduction von Lepidopteren. 7th. Internat. Kongr. Entom., Berlin (1938) : 694—711. — F ü r b r i n g e r M. (1870). Die Knochen und Muskeln der Extremitäten bei den schlangenännlichen Sauriern. — K e n n e t h J. H. (1953). (Henderson J. T., W. D. Henderson). A dictionary of scientific terms., 5 ed. — L a t t i n G. de. (1939). Untersuchungen an Isopodenaugen. Zool. Jahrb. Anat., 65. — P e t e r K. (1910). Über die Bedeutung embryonaler und rudimentärer Organe. Arch. Entw.-mech., 30. — P l a t e L. (1913). Selections Prinzip und Probleme der Artbildung. Ein Handbuch des Darwinismus. — P r o u t T. (1964). Observations on structural reduction in evolution. Amer. Naturalist, 98, 901. — R e m a n e A. (1952). Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. — R e n s c h B. (1960). Evolution above the species level. — S l i j p e r E. J. (1936). Die Cetaceen. Capita Zoologica,

11. — Steiner H., G. Anders. (1946). Zur Frage der Entstehung von Rudimenten. Revue Suisse Zoologie, 53. — Vandel A. (1938). Contribution a'la génétique des Isopodes du genre Trichoniscus. 1. Bull. biol. France et Belg., 82, 2. — Weismann A. (1887). Über der Rückschritt Natur. Ber. Naturf. Ges., Freiburg, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 30 IV 1974.

SUMMARY

General aspects of the problem concerning reduction of biological structures are discussed in the paper (mainly on the example of evolutionary transformations in parasitic flowering plants). The first part of the paper reviews the ideas of reduction processes in the world of animals and plants. Reduction of plants structural organization is caused by change or immobilization of functions which depend on changes in the way of life. Reduction always goes on by means of successive (in the row of generations) underdevelopment of terminal stages of the structures, undergoing reduction. Three successive stages of the reduction process can by distinguished (cytogenetic, histogenetic and organogenetic reductions) as well as two fundamental directions: general reduction and differential reduction. Reduction is highly important in the evolution process, as it is the only mode of achieving structural despecialization. Thus the process of reduction is the evolutionary basis for transformations of neotenic type.

УДК 582 : 001.4+576.11 : 582.261

И. В. Макарова

О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ РОДА *THALASSIOSIRA* CL. И ФИЛОГЕНИИ СЕМЕЙСТВА *THALASSIOSIRACEAE* LEBOUR EMEND. HASLE (*BACILLARIOPHYTA*)

I. V. MAKAROVA. ON THE TAXONOMIC POSITION OF THE GENUS *THALASSIOSIRA* CL. AND THE PHYLOGENY OF THE FAMILY *THALASSIOSIRACEAE* LEBOUR EMEND. HASLE (*BACILLARIOPHYTA*)

В статье излагаются данные о положении рода *Thalassiosira* Cl. в системе диатомовых водорослей с момента его описания до настоящего времени. Приводятся сведения о новых таксономических признаках этого рода, введенных в диагнозы в связи с применением электронного микроскопа и дается обоснование современного взгляда на семейство *Thalassiosiraceae* Lebour emend. Hasle. Предлагается филогенетическая схема и рассматривается направление эволюции родов этого семейства.

Прошло сто лет с момента первоописания рода *Thalassiosira* Cl. (Cleve, 1873), но его положение в системе диатомовых водорослей до сих пор оставалось недостаточно закрепленным и обоснованным. Клеве (Cleve, 1873) поместил этот род в семейство *Coscinodiscaceae* Kütz., объединяющее роды, виды которых характеризуются одиночными клетками или образуют цепочковидные колонии при помощи различных слизистых образований или выростов створок; панцирь их цилиндрический, редко шаровидный, створки круглые или эллиптические с разнообразной структурой.

Однако вскоре Пти (Petit, 1889 : 186) установил новое семейство *Xanthiopyxidaceae* Petit и перевел в него род *Thalassiosira*. Это семейство включает виды с круглыми и эллиптическими створками, преимущественно сильно вздутыми, с многочисленными шипами. При этом автор указывает на родство семейства с семействами *Coscinodiscaceae* и *Melosiraceae*, а также с *Chaetoceraceae*. Такое положение рода было принято и некоторыми другими систематиками того времени (De Toni, 1891—1894; H. Peragallo, M. Peragallo, 1897—1908). Шютт (Schütt, 1896 : 62) в свою очередь разделил сем. *Coscinodiscaceae* на три подсемейства и в одном из них, *Sceletonemoideae* Schütt, установил род *Thalassiosira*. Это подсемейство характеризуется видами, клетки которых образуют цепочки посредством студенистых тяжей или щетинок. С этим взглядом впоследствии согласились многие исследователи (Hustedt, 1927—1930; Cupp, 1943; Диатомовый анализ, 1949; Brunell, 1962).

Были и другие попытки определить положение рода *Thalassiosira* в системе диатомовых водорослей. Так, например, Ван Хейрк (Van Heurck, 1889 : 123), разделив все диатомовые водоросли на три подсемейства, включил род *Thalassiosira* в подсем. *Cryptoraphideées* Van Heurck, триба *Mélosirées*. Такое подразделение базировалось на строении панциря, имеющего цилиндрическую форму и округлые или эллиптические створки с конической верхушкой или шипом или структурным полем, часто с краевыми шипами; клетки образуют колонии.

Много позднее род *Thalassiosira* был помещен в подсем. *Coscinodiscoideae* Schütt, а подсемейство *Sceletonemoideae* Schütt было ликвидировано (Boyer,

1926—1927). Это положение за родом было сохранено также и В. С. Шешуковой-Порецкой (1967).

Вскоре в работе Лебур (Lebour, 1930 : 56) было описано несколько новых семейств, среди которых и семейство *Thalassiosiraceae* Lebour, включающее пять родов: *Thalassiosira* Cl., *Coscinosira* Gran, *Lauderia* Cl., *Schroederella* Pav., *Bacterosira* Gran. Для этого семейства характерны виды с низко-цилиндрическими клетками, соединенными в цепочку одной или несколькими студенистыми нитями, или клетки заключены в студенистую массу, шипики обычно присутствуют. Таким образом Лебур признает не только самостоятельность рода *Thalassiosira*, но и считает его типовым родом нового семейства *Thalassiosiraceae* Lebour. Однако впоследствии это семейство у других авторов не фигурировало в качестве самостоятельной таксономической единицы.

Как следует из вышеизложенного, во всех классификациях род *Thalassiosira* находил свое место среди родов, объединенных на основании того, что виды в своем жизненном цикле образуют цепочковидные колонии. Но во всех упомянутых случаях за родом *Thalassiosira* признавалась его полная самостоятельность и обособленность. Совершенно иное мнение о положении рода *Thalassiosira* высказывает Клеве-Эйлер (Cleve-Euler, 1951—1955 : 56), она не считает его самостоятельным родом, а придает ему ранг подрода и включает в род *Coscinodiscus* Ehr.

Большинство современных диатомистов род *Thalassiosira* относят к сем. *Coscinodiscaceae* и не разделяет это семейство на подсемейства (Gran, Angst, 1931; Hendey, 1937, 1964; Прошкина-Лавренко, 1955, 1963; Silva, 1962; Жузе, 1963; Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968). В одной из последних классификаций (Simonsen, 1972 : 50) род *Thalassiosira* был помещен в подпорядок *Coscinodiscinae* сем. *Melosiraceae* Schütt. Придерживаясь подразделений Шютта (Schütt, 1896), Симонсен при этом ввел свои коррективы: подсем. *Melosiroideae* Schütt возвел в ранг семейства *Melosiraceae*, а род *Thalassiosira* перевел в него, считая этот род переходным к группе родов из сем. *Coscinodiscaceae*.

Однако совсем недавно Хасле (Hasle, 1973а) описала как новое семейство *Thalassiosiraceae* Hasle, в которое вошло десять родов: *Thalassiosira* Cl., *Bacterosira* Gran, *Porosira* Jörg., *Lauderia* Cl., *Detonula* Gran, *Sceletonema* Grev., *Planktoniella* Schütt, *Minidiscus* Hasle, *Cyclotella* Kütz., *Stephanodiscus* Ehr. Эти роды были объединены в одно семейство по их морфологическому сходству, установленному при помощи трансмиссионного и сканирующего электронных микроскопов (Hasle, 1972, 1973а, б). До сих пор эти роды относили к двум различным семействам и трем подсемействам: роды *Cyclotella*, *Stephanodiscus*, *Planktoniella* — к подсемейству *Coscinodiscoideae* Schütt, а роды *Sceletonema*, *Porosira* и *Thalassiosira* — к подсемейству *Sceletonemoideae* Schütt семейства *Coscinodiscaceae* Schütt и роды *Bacterosira*, *Detonula* и *Lauderia* — к подсемейству *Lauderioideae* Schütt семейства *Soleniaceae* Schütt (см. Schütt, 1896; Hustedt, 1927—1930; Cupp, 1943; Диатомовый анализ, 1949; Brunell, 1962; Прошкина-Лавренко, 1955, 1963, и др.). Иное место занимают три последних рода в классификации Хенди (Hendey, 1964), который включил их в семейство *Leptocylindraceae*, в то время как большинство родов обсуждаемого здесь семейства Симонсен (Simonsen, 1972) включил в сем. *Melosiraceae* Schütt по сходству формы панциря, образованию колоний при помощи выростов, слизистых подушек или слизистых нитей, а также наличию в своем развитии покоящихся спор. При этом он предполагает, что это семейство в будущем, без сомнения, будет разделено на несколько семейств, когда роды будут детально изучены в морфологическом отношении с помощью электронного микроскопа.

Как уже говорилось выше, исследования последних лет, проводимые Хасле (Hasle, 1973б), позволили в семейство *Thalassiosiraceae* включить роды, имеющие трубковидные выросты с опорой (strutted tubuli-strutted process). Сюда вошли роды с более длинной наружной частью у трубковидных выростов с опорой (рр. *Detonula*, *Lauderia*, *Sceletomema*, *Mini-*

discus?) или имеющие выросты одинаковой длины внутри и снаружи (рр. *Cyclotella*, *Stephanodiscus*, *Planktoniella*, *Porosira*), расположенные по краю створки, в центре или по всей створке. Род *Thalassiosira* имеет две группы видов: у одной более длинная наружная часть трубковидных выростов с опорой, у другой — внутренняя. Однако при описании этого семейства Хасле, по-видимому, была неизвестна работа Лебур (Lebour, 1930), в которой уже было установлено сем. *Thalassiosiraceae* Lebour (см. Макарова, 1970). В этой связи за этим семейством по приоритету следует сохранить первое авторство и добавить фамилию второго автора, расширившего объем этого семейства и существенно дополнившего его диагноз и диагнозы включенных в него родов. Следовательно, с номенклатурной точки зрения это семейство следует принимать в понимание вышеназванных двух авторов: сем. *Thalassiosiraceae* Lebour emend. Hasle.

Хасле (Hasle, 1973а : 68) дает следующую характеристику семейства *Thalassiosiraceae*: «Клетки в колониях, образованных при помощи трубочек с опорой, находящихся в прямом контакте с соседними клетками, или с нитями, выходящими из трубочек, или клетки одиночные. Центральная ось симметрии часто высокая, ввиду присутствия вставочных ободков. Форма створки круглая. Стенка створки пороидная с радиальными ребрами, псевдолокулярная или с локулами. Тонкий перфорированный слой (ситовидная мембрана) расположен на внутренней поверхности створки. Центр створки с одной или несколькими трубочками с опорой или без них, иногда с центральной крупной ареолой, или центральное поле ареолированное. Расположение ареол радиальное от центра к краю створки. Один двугубый вырост, изредка их больше одного. Наружная часть трубочек с опорой обычно более заметная, чем внутренняя. Покоящиеся споры присутствуют у некоторых родов. Обитают главным образом в морском планктоне. Типовой род *Thalassiosira* Cl.».

Обнаруженная в ЭМ сложность строения стенок панциря показывает наличие пороидной, локулярной и псевдолокулярной структуры, которая одинаково свойственна видам разных родов или даже одному виду. Разнообразие структуры стенок створок особенно характерно для некоторых видов *Thalassiosira* (Hasle и др., 1968, 1970, 1971).

Кроме того, Хасле (Hasle, 1973б) также отмечает, что важным таксономическим признаком у диатомей, помимо структуры стенок, служит расположение тонкого перфорированного слоя у локул (ситовидная мембрана). Однако для всех родов семейства *Thalassiosiraceae* характерно, что ситовидная мембрана находится на внутренней поверхности створки.

Помимо вышеперечисленных родов в это семейство, на мой взгляд, следует включить недавно описанный род *Coenobiodiscus* Loeblich III, Wight and Darley (Loeblich и др., 1968), который по структурным элементам створки соответствует таксономическим признакам этого семейства. Отождествление этого рода с родом *Planktoniella* не вполне обосновано (Round, 1972), так как способ образования колоний, рост и размножение клеток, их малые размеры свидетельствуют об особом организме, отличном от известных до сих пор.

Авторы, описавшие вид *Coenobiodiscus muriformis*, указывали на его сходство с видами *Thalassiosira* на основании формы клеток, структуры створок и пояска (Loeblich и др., 1968). По их мнению, если бы была найдена отдельная клетка этого вида вне колонии, то ее описали бы как новый вид р. *Thalassiosira*. Они отмечали также сходство этого вида с *Planktoniella sol* (Wallich) Schütt, клетка которой имеет тоже органического происхождения перегородки, отходящие от поясковой зоны, но они многочисленны (до 75) и образуют своеобразный тип слизистых тяжей наподобие парашюта, а также размеры клеток в два раза и более крупнее по сравнению с *C. muriformis*. Как указывает Раунд (Round, 1972), они различаются формой краевых ареол и трубковидных выростов с опорой, наружным отверстием двугубого выроста и образованием колоний. Кроме того, *Coenobiodiscus muriformis* имеет на створке более отчетливое кольцо трубковидных выростов с опорой. Все это, а также некоторые биологические

признаки (способ деления и движения) последнего вида совершенно уникальны, вследствие чего за родом *Coenobiodiscus* необходимо сохранить самостоятельность, хотя, и вполне справедливо, Раунд отмечал, что этот вид по данным электронной микроскопии в морфологическом отношении, а также по своему географическому распространению близок к *Planktoniella*.

Таким образом, результаты электронной микроскопии не только расширили и углубили наши познания в области морфологии панциря диатомей, но и позволили уже применить полученные сведения для таксономии диатомовых водорослей. Тонкие структуры, видимые только в электронном микроскопе, могут также с успехом использоваться в таксономических целях и способствовать установлению более правильных родственных связей между родами, что уже не раз отмечалось в литературе (Ross, 1963; Ross, Sims, 1972; Hasle, 1968, 1970, 1972, 1973; Round, 1972).

В сем. *Thalassiosiraceae* Хасле (Hasle, 1973а) различает отдельные роды по следующим критериям: 1 — наличие или отсутствие центрального трубковидного выроста с опорой, 2 — наличие или отсутствие центрального поля, 3 — наличие или отсутствие центральной ареолы, 4 — тип образования колоний. На основании этих признаков она объединяет эти роды в родственные группы. Такой подход в выявлении родственных связей мне кажется искусственным и не позволяет полностью отразить не только филогенез, но и морфогенез. Прежде всего необходимо проследить появление и формирование родов этого семейства в историческом плане и выявить примитивные морфологические признаки и подвинутые.

Устанавливая родственные связи между родами и видами, Хасле принимает во внимание только морфологическое сходство. Она считает, что выросты на створке служат наиболее постоянным признаком и именно они указывают на родство. Наши наблюдения, проведенные на массовом материале с несколькими видами р. *Thalassiosira* из разных местонахождений, показали, что и тонкие структуры, как локулы, ситовидная мембрана, различного типа выросты, их расположение и количество на створке также подвержены изменчивости. И несмотря на то что новые познания о тонкой структуре стенок створок дали уже очень много для таксономии и систематики диатомовых водорослей, вряд ли только они могут полностью объяснить сходство и различие, а также родство между родами. Известно, что спутниками морфогенеза являются параллелизм и конвергенция, поэтому при выявлении родственных связей нельзя ограничиваться только морфологическими данными. Такой односторонний подход в решении этого вопроса может привести к тому, что вместе будут объединены далекие таксоны, имеющие разный генезис и эволюцию.

В последнее время в литературе все упорнее высказывается мысль о значении данных электронной микроскопии не только для познания морфологии диатомей и их таксономии, но и для выявления генетических связей между родами и видами (Hasle, 1973б; Hasle, Heimdal, 1970; Round, 1972; Прошкина-Лавренко, 1974). Однако, несмотря на то что в области изучения тонкой структуры панциря достигнуты уже значительные успехи, использование их для построения более правильной и естественной системы и отражения филогенетического развития в этой группе водорослей не дало еще желаемых результатов. Привлечение палеоботанических данных по исследованию структуры видов, найденных в ископаемом состоянии, не всегда способствует разграничению отдельных элементов структуры, характерных для современных видов и их ископаемых предков. Также зачастую не удается проследить эволюцию отдельных признаков, свойственных родственным видам. На этот факт указывала Гейсслер (Geissler, 1970). Поэтому порой очень трудно говорить о первичности развития некоторых структур и примитивности отдельных форм.

Выявляя генетические связи между родами в сем. *Thalassiosiraceae*, следует обратить особое внимание на эволюцию и географию видов. В связи с этим необходимо проследить возникновение и развитие родов и отдельных представителей этого семейства в геологическом прошлом и их распределение в Мировом океане в настоящее время. У меня не вы-

зывает сомнения, что в настоящее время для построения естественной системы диатомовых водорослей недостаточно использвоть только морфологический критерий. Современный подход к систематике требует применения комплекса критериев, на что совершенно справедливо указывала К. Л. Виноградова (1973). Пересматривая существующую систему диатомовых водорослей, необходимо, наравне с морфологическим критерием, дополненным новейшими данными по тонкой структуре панциря, учитывать не менее важные иные критерии и в первую очередь эколого-географический, а также исторический и биологический, по которым в настоящее время имеется уже достаточно данных. Использование комплекса критериев, несомненно, будет способствовать правильному решению проблемы, позволит составить более реальное представление о филогенетических связях и создать классификацию диатомей, наиболее близкую к естественной.

Семейство *Thalassiosiraceae* по морфологическим признакам, палеоальгологическим данным и географии можно считать одним из довольно молодых семейств центрических диатомей. Центральное место в нем занимает род *Thalassiosira*, не только обладающий основными признаками семейства, но и богатый в видовом отношении, а возможно и наиболее древний. В литературе (см. Макарова, 1972) есть указания, что два вида талассиозир найдены в отложениях верхнего мела и палеоцена, хотя с достоверностью представители этого семейства известны только с конца позднего олигоцена. Разнообразие структуры стенок и отдельных элементов структуры створок р. *Thalassiosira* дает возможность говорить о его относительной древности. Не менее древним родом, возможно, следует считать *Sceletonema*,[1] хотя вполне допустимо, что современные виды, относимые к этому роду, со временем будут выделены в самостоятельный род. Находки древних видов (около 10) рода *Sceletonema* относятся к позднему мелу и палеогену, а в современных морях известно всего лишь несколько видов, один из которых имеет очень широкое распространение. Другие роды этого семейства появились в позднем олигоцене (*Cyclotella*, *Stephanodiscus*) [2] или позднем миоцене (*Planktoniella*, *Bacterosira* — споры), более молодые в плиоцене и плейстоцене (*Porosira*, *Detonula*, *Lauderia*), а некоторые, недавно описанные (*Minidiscus*, *Coenobiodiscus*), известны только в современных морях и океанах.

В этом семействе можно наметить три линии развития, по которым шла эволюция (см. схему). Родоначальником этой естественной группы были представители рода *Thalassiosira* с тангенатальным расположением ареол (*Th. excentrica* (Ehr.) Cl., *Th. antiqua* (Grun.) A. Cl., *Th. nativa* Sheshuk. и др.). Позднее появились новые виды и роды с ареолами в радиальных рядах и образующих пучки. Надо полагать, что впоследствии от этого исходного рода развитие пошло в следующих направлениях: 1 — в теплых водах (миоцен, плиоцен Индийского океана) возник новый род *Planktoniella* с одиночными клетками и тангентальным расположением ареол на створке; 2 — в дальневосточных морях (миоцен Японии и плиоцен северо-западной части Тихого океана) — род *Bacterosira* (споры), представляющий собою колониальный организм с радиальным расположением ареол. Ранее в литературе уже указывалось, что характер расположения ареол на створке у некоторых групп диатомей свойствен определенным географическим зонам (Hustedt, 1958; Макарова, 1973). Особую ветвь (см. схему) составляют роды *Cyclotella* и *Stephanodiscus*, виды которых формировались преимущественно в пресных водах континентальных водоемов.

В дальнейшем эволюция этого семейства шла по пути приобретения новых приспособительных свойств или изменения уже имеющихся в связи с освоением новых экологических условий и географических зон. Заметная эволюция прослеживается в расположении и количестве на створке

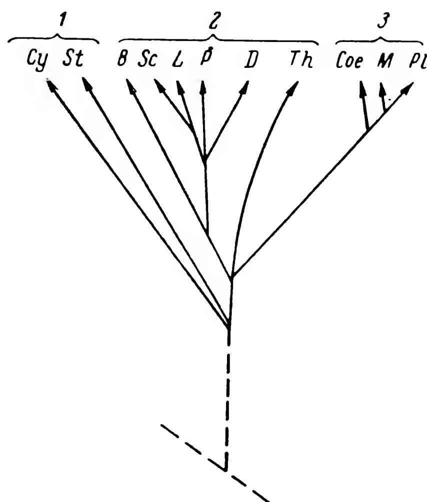
---

[1] В филогенетической схеме во внимание были приняты только современные виды, так как вымершие не исследовались в электронном микроскопе.

[2] Устное сообщение А. И. Моисеевой.

Схема эволюции и филогенетических связей родов в семействе *Thalassiosiraceae* Lebour emend. Hasle

Группы	Системы	Отделы
Кайнозой	четвертичная	голоцен
		плейстоцен
	неоген	плиоцен
		миоцен
	палеоген	олигоцен
		эоцен
		палеоцен
Мезозой	Меловая	поздний мел



Cy — *Cyclotella*, *St* — *Stephanodiscus*, *B* — *Bacterosira*, *Sc* — *Sceletonema*, *L* — *Lauderia*, *P* — *Porosira*, *D* — *Detonula*, *Th* — *Thalassiosira*, *Coe* — *Coenobiodscus*, *Pl* — *Planktoniella*, *M* — *Minidiscus*.

трубковидных выростов с опорой, наличие которых служит основным таксономическим признаком этого семейства. Приобретение этого функционального органа способствовало обильному выделению слизи, имеющему большое биологическое значение как для соединения клеток в колонии, так и в защитных целях. Поэтому возникновение трубковидных выростов с опорой, возможно, следует рассматривать как один из этапов в развитии центрических диатомей. Никакие другие таксоны диатомовых водорослей не обладают этим признаком. Кроме того, исходя из примитивности или подвинутости других признаков, можно проследить их эволюцию в пределах семейства.

Главное место в филогенетической схеме этого семейства занимает центральная ветвь (см. схему, *2*), включая и главный ствол с *Thalassiosira*. Возможно, ее можно считать и менее высоко организованной, так как ее роды характеризуются филогенетически примитивными признаками, такими как колониальность в виде цепочек и покоящиеся споры (Simonsen, 1972). Все роды этой ветви представляют собой колониальные организмы, большинство которых в своем жизненном цикле имеет покоящиеся споры: *Bacterosira*, *Porosira*, *Detonula* и некоторые виды *Thalassiosira*. Трубковидные выросты с опорой развиты у них в большом количестве, они всегда образуют кольцо у края створки, а у древних родов (*Thalassiosira* и *Bacterosira*) располагаются еще и в центре створки в числе от одного до многих. Для более молодых родов (*Porosira*, *Lauderia*), а также для некоторых молодых видов р. *Thalassiosira* характерно еще их расположение по всей створке, а у самых молодых (*Detonula* и современные виды *Sceletonema*) только по краю створки. В зависимости от их величины и расположения на створке формируется и тип колоний. У *Thalassiosira* из центральных выростов, а у *Porosira* из створочных выходят слизистые тяжи, объединяющие клетки в гибкие колонии. У родов *Detonula*, *Lauderia* и *Sceletonema*, имеющих более длинную наружную часть трубковидных выростов с опорой, клетки соединены в колонию непосредственно самими выростами. Двугубый вырост у всех этих родов обычно расположен близ края створки. Прогрессивными признаками представителей этой ветви следует считать наличие вставочных ободков (у *Porosira*, *Detonula*, *Lauderia*, *Sceletonema*), что способствует увеличению объема клетки и уменьшению удельного веса. За счет вставочных ободков происходит рост клеток, обеспечивающий им жизненное преимущество.

В настоящее время виды этих родов обитают в различных географических зонах: *Detonula* и *Lauderia* в бореальной, тропической и нижненотальной зонах, *Bacterosira* и *Porosira* в холодных арктических и антарктических водах, виды родов *Thalassiosira* и *Sceletonema* более эвритермны и известны почти во всех географических зонах.

Другая ветвь (*3*), предком которой были древние виды рода *Thalassiosira*, образовалась в позднем миоцене. Для нее характерны монотипические роды с ограниченным распространением. Ее родоначальником, возникшим в теплых, вероятно тропических водах, был род *Planktoniella*, от которого в настоящую эпоху произошли два современных рода: *Coenobiodiscus* с особым типом колоний и *Minidiscus* с одиночно живущими клетками. Эту ветвь, возможно, следует считать более подвинутой, так как ее организмы обладают своеобразными приспособлениями для планктонного образа жизни в виде тяжей органического происхождения, окружающих клетку в поясковой зоне или соединяющих клетки в плоские колонии (*Coenobiodiscus*). Количество трубковидных выростов с опорой на створке не очень велико, и расположены они только по краю, а в роде *Minidiscus* их всего несколько на всей створке.

Распространение двух родов этой ветви не столь многообразно. *Planktoniella* обитает в теплых и умеренных морях бореальной и тропической зон, *Coenobiodiscus* у калифорнийских берегов Тихого океана и западных берегов Африки, и только *Minidiscus* имеет более широкое распространение: в Атлантике у берегов Европы, Африки, Северной Америки и Канады, в Мексиканском заливе, Норвежском море, а также известны одиночные находки его в Тихом океане, у Ванкувера и в Индийском океане.

Несколько особняком стоит первая ветвь эволюционной схемы семейства (роды *Cyclotella* и *Stephanodiscus*), первые представители которой известны уже с позднего олигоцена. Возникнув в пресных водах, они на протяжении олигоцена—миоцена были малочисленны и только в плиоцене несколько видов *Stephanodiscus* имели значительное развитие. В настоящее время этот род также не столь богат видами. Род *Cyclotella* в плиоцене завоевывает уже значительные территории, а в современных континентальных водоемах известно более 60 видов (не считая разновидностей), обитающих в различных географических зонах, преимущественно в бореальной, а несколько видов встречается в морях.

Для этих двух родов характерны и одиночно живущие и колониальные организмы. Трубковидные выросты, как правило, образуют кольцо у края створки, но небольшие по величине и часто еще с шипами по краю створки, особенно характерными для видов *Stephanodiscus*. Последний признак свойствен и древним родам сем. *Melosiraceae*.

Проведенный мною анализ родов сем. *Thalassiosiraceae* позволил прийти к выводу, что эволюция представителей этого семейства шла по пути увеличения количества вставочных ободков, образования слизи, усовершенствования перфорированной структуры панциря и перехода к одиночному образу жизни, т. е. шла выработка биологических особенностей, способствующих свободному парению в водной среде и сохранению своей жизненной формы (Макарова, 1974).

Время возникновения большинства родов этого семейства определяется миоценом—плиоценом, хотя развитие и формирование многих из них продолжалось и в последующее время, а возможно, происходит и в настоящем. В экологическом отношении это морские и солоноватоводные виды, обитатели планктона, за исключением родов *Cyclotella* и *Stephanodiscus*, большинство видов которых обитают в пресных водах. В целом семейство можно причислить к космополитическим, так как его роды известны от Арктики до Антарктики.

ЛИТЕРАТУРА

Виноградова К. Л. (1973). О построении естественной системы водорослей (на примере *Chlorophyta*). Тезисы докладов V делегатского съезда ВБО. — Диатомовый анализ. (1949). 2.— Жузе А. П. (1963). Тип *Bacillariophyta*. Диато-

мовые водоросли. В кн.: Основы палеонтологии. — Макарова И. В. (1971). О морфологии и таксономии рода *Thalassiosira* Cl. Нов. сист. низш. раст., 8. — Макарова И. В. (1972). История развития представителей р. *Thalassiosira* Cl. в кайнозое на территории СССР. Бот. ж., 57, 6. — Макарова И. В. (1973). Морфолого-географический метод и его значение в таксономическом изучении диатомовых водорослей. Тезисы докладов V делегатского съезда ВБО.— Макарова И. В. (1974). О жизненных формах у морских диатомовых водорослей. Нов. сист. низш. раст., 11. — Прошкина-Лавренко А. И. (1955). Диатомовые водоросли планктона Черного моря. — Прошкина-Лавренко А. И. (1963). Диатомовые водоросли планктона Азовского моря. — Прошкина-Лавренко А. И., И. В. Макарова. (1968). Водоросли планктона Каспийского моря. — Прошкина-Лавренко А. И. (1974). Принципы систематики диатомовых водорослей. В кн.: Диатомовые водоросли СССР. — Шешукова-Порецкая В. С. (1967). Неогеновые морские диатомовые водоросли Сахалина и Камчатки. — Boyer C. S. (1926—1927). Synopsis of North American *Diatomaceae*. Proc. Acad. Nat. Sci. Phyladelphia, 78.— Brunell J. (1962). Le phytoplankton de la baie des chaleurs. Contr. Inst. Bot. l'univers. Montreal, 77. — Cleve P. T. (1873). On diatoms from the Arctic See. Bih. Kungl. Svensk. Vet. Akad., I, 13. — Cleve-Euler A. (1951—1955). Die Diatomeen von Schweden und Finnland, I—V. Kungl. Svensk. Vet. Akad. Handl., I, 1—2, 1951; II, 4, 1, 1953; III, 4, 5, 1955; V, 3, 3, 1953. — Cupp E. (1943). Marine plankton diatoms of the West coast of North America. Bull. Scripps Inst. Oceanogr. Univ. California, 5, 1. — De Toni J. B. (1891—1894). Sylloge *Algarum* omnium hucusque cognitarum. I, II. *Bacillarieae*, I—III. — Geissler U. (1970). Die Schalenmerkmale der Diatomeen — ursachen ihrer variabilität und Bedeutung für die Taxonomie. Beih. Nova Hedw., 31. — Gran H. H., E. C. Angst. (1931). Plankton diatoms of Puget Sound. Publ. Puget Sound Biol. St. Univ. Washington, 7. — Hasle G. R. (1968). The valve processes of the centric diatom genus *Thalassiosira*. Nyt. Mag. Bot., 15, 3.— Hasle G. R. (1972a). Two types of valve processes in centric diatoms. Beih. Nova Hedw., 39. — Hasle G. R. (1972б). *Thalassiosira subtilis* (*Bacillariophyceae*) and two allied species. Norw. J. Bot., 19, 2. — Hasle G. R. (1973a). *Thalassiosiraceae*, a new diatom family. Norw. J. Bot., 20, 1. — Hasle G. R. (1973б). Some marine plankton genera of the diatom family *Thalassiosiraceae* Beih. Nova Hedw., 45. — Hasle G. R., B. R. Heimdal. (1968). Morphology and distribution of the marine centric diatom *Thalassiosira antarctica* Comber. J. Royal Microscop., Soc. 88. — Hasle G. R., B. R. Heimdal. (1970). Some species of the centric diatom genus *Thalassiosira* studied in the light and electron microscopes. Beih. Nova Hedw., 31. — Hasle G. R., B. R. Heimdal, G. A. Fryxell. (1971). Morphologic variability in fasciculated diatoms as exemplified by *Thalassiosira tumida* (Janisch) Hasle comb. nov. Biol. Ant. Seas, IV, Ant. Res., Ser., 17. — Hendey N. I. (1937). The plankton diatoms of the southern seas. «Discovery» Report, 16. — Hendey N. I. (1964). An introductory account of the smaller algae of British coastal waters. Part V. *Bacillariophyceae* (*Diatoms*). — Hustedt F. (1927—1930). Die Kieselalgen Deutschlands, Österreichs Schweiz, 7, 1. — Hustedt F. (1958). Diatomeen aus der Antarktik und dem Südatlantik. Deutsch Antarkt. Exped. 1938/39, 2. — Lebour M. (1930). The planktonic diatoms of Northern seas. Roy. Soc. — Loeblich A. K. III., W. W. Wight, W. M. Darley. (1968). A unique colonial marine centric diatom *Coenobiodiscus muriformis* gen. et sp. now. J. Phycol., 4. — Peragallo H. A., M. Peragallo. (1897—1908). Diatomees marines de France et des disitricts maritimes voisins. — Petit P. (1889). Diatomees. Mission Sci. Du Cap Horn, 1882—1883. 5. — Ross R. (1963). Ultrastructure research as an aid in the classification of diatoms. Ann. N. J. Acad. Sci., 108, 2. — Ross R., P. A. Sims. (1972). The fine structure of the frustule in centric diatoms: a suggested terminology. Brit. phycol. J., 7. — Round E. E. (1972). Some observations on colonies and ultrastructure of the frustule of *Coenobiodiscus muriformis* and its transfer to *Planktoniella*. J. Phycol., 8, 3. — Schütt F. (1896). *Bacillariaceae*. В кн.: A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien, I, B. — Silva P. C. (1962). Classification of the Algae. В кн.: R. A. Lewin, Physiology and Biochemistry of *Algae*. — Simonsen K. (1972). Ideas for a more natural system of the centric diatoms. Beih. Nova Hedw., 39. — Van Heurc H. (1889). Traite des Diatomees.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 25 III 1975.

SUMMARY

Systematic position of the genus *Thalassiosira* Cl. in the system of diatomous algae untill now had not been strictly determined. Modern data, obtained by the use of electron micróscope, helped to establish new taxonomic characters, adequate for taxonomic purposes, and to unite within the family *Thalassiosiraceae* Lebour emend. Halse some genera pertaining previously to different families. Consideration of morphological features, geography, ecology and evolution (using paleoalgological data) made it possible to establish generic connections among the genera of this family and to draw a phylogenetic gesign of genera in this family.

УДК 582.475 :581.524.3+581.524.4 (479)

Е. Г. Бобров

PINUS SYLVESTRIS S. L. НА КАВКАЗЕ, ИСТОРИЯ И СИСТЕМАТИКА

E. G. BOBROV. *PINUS SYLVESTRIS* IN THE CAUCASUS — THE HISTORY AND SYSTEMATIC

Бесплодность полуторавековой дискуссии о систематике кавказской *P. sylvestris* вызвана тем, что исследователи стремились решить этот вопрос чисто морфологически, при невнимании к географической стороне дела. Рассмотрение палеогеографической обстановки неогена, определившей формирование растительности Эвксинской ботанико-географической провинции, показало, что кавказская сосна этого типа связана с горной южноевропейской сосной, а не с сосной бореальной евросибирской. Аналогичные южноевропейские связи очевидны и у других лесообразующих пород Кавказа (*Fagus*, *Carpinus*, некоторые виды *Quercus* и т. д.). Бореальная евросибирская сосна достигла Кавказа лишь в плейстоцене. Предполагается, что бореальные сосняки вытесняли в плейстоцене леса, в сложении которых участвовала кавказская сосна. Можно предположить также, что с потеплением в атлантическое время голоцена начался обратный процесс. Вытеснение бореальной сосны шло путем поглощения ее сосной кавказской в ходе интрогрессивной гибридизации. Кавказская сосна типа *P. sylvestris* представлена одним видом, сложившимся еще в неогене и свойственным Эвксинской провинции. Приоритетное название этого вида — *P. kochiana* Klotzsch.

Сосна обыкновенная *Pinus sylvestris* L. — вид, наиболее распространенный из наших лесообразующих пород, — казалось бы, должна быть уже достаточно хорошо изучена. Тем не менее об этом виде по сравнению с другими нашими хвойными мы знаем в сущности мало и наши представления о нем в действительности лишь поверхностны, хотя литература, к нему относящаяся, так велика, что едва ли обозрима. Мы, конечно, имеем в виду прежде всего вопросы, касающиеся систематики этого вида.

Сосна обыкновенная из ста приблизительно видов, относящихся к роду *Pinus*, распространена наиболее широко. Ее ареал простирается через всю Евразию, от гор Шотландии к Испании на западе, до Охотского моря на востоке и от горных лесотундр Скандинавии и Сибири до альпийских областей Передней Азии. При таком обширном ареале *P. sylvestris* s. l., конечно, отнюдь не однообразна. В новейших западноевропейских флорах авторы насчитывают только для этой западной части ареала пять подвидов, а в некоторых немецких работах столько их указывается лишь для территории ГДР и ФРГ.

В результате чрезвычайного внимания к *P. sylvestris* европейских дендрологов описано множество разновидностей и форм этого вида. В недавно опубликованной сводке (Carlisle, 1958) перечень их составляет 144 в сущности лишь для Европы. Кроме того, из Восточносредиземноморской области еще в прошлом веке было описано несколько видов сосен этого типа. Что касается территории Советского Союза, где лежит бо́льшая часть ареала *P. sylvestris*, то и здесь было установлено немало разновидностей и несколько подвидов и даже была сделана попытка отличить отдельные виды только для территории одной Украины.

Важнейшая из работ, посвященных этому виду, недавняя книга Л. Ф. Правдина (1964), есть результат обстоятельного исследования этой

сосны в СССР в природных условиях, а также и в коллекциях, с критическим пересмотром литературных материалов. Автор упорядочил накопленные данные, сюда относящиеся, и, несколько схематизировав их, представил в стройной и, казалось бы, убедительной классификационной схеме. Как ни интересны построенная им классификация и выводы, к которым автор пришел, они в некоторых отношениях, на наш взгляд, спорны и, может быть, даже не совсем верны, почему мы считаем полезным их отчасти пересмотреть.

Взявшись за эту работу и отдавая себе отчет в ее объеме и сложности, мы полагаем, что ее можно выполнить лишь по отдельным частям. Настоящий очерк и представляет собой часть исследования по теме: что же в действительности представляет собой сосна обыкновенная — *Pinus sylvestris* s. l.?

В ходе нашей работы мы рассмотрели в новом аспекте старое и, казалось бы, давно известное, многое изучили более внимательно, обнаружили некоторые новые факты и сделали некоторые сопоставления, что позволило придать этому известному новое освещение, объяснить кое-что загадочное и наметить пути дальнейшего исследования. Мы, конечно, отдаем себе отчет в дискуссионности обсуждаемых здесь вопросов и отчасти в дискуссионности даже некоторых выводов, к которым мы пришли в результате нашего исследования.

Итак, обратимся к кавказской части ареала сосны обыкновенной.

Одним из самых спорных вопросов кавказской флористики является вопрос о самостоятельности сосны типа *P. sylvestris*. Дискуссия, возникшая по этому поводу в половине прошлого века, продолжается, причем противоречивость высказываемых суждений со временем отнюдь не уменьшается. Совсем недавно опять были высказаны противоположные мнения.

П. П. Гамбарян (1967) в результате специального биометрического исследования кавказских сосен пришел к заключению, что таксономическое обособление кавказской сосны по исследованным им 24 признакам не оправдано, что он склоняется к мысли о правильности отнесения *P. kochiana* и *P. hamata* в синонимы к *P. sylvestris* и что из этой группы сосен на Кавказе есть только один вид, если не придавать видового ранга мелким вариациям. Через три года И. Я. Лачашвили (1970) при обработке сосен для второго издания «Флоры Грузии» высказал противоположное мнение. Лачашвили считает, что на Кавказе из сосен типа *P. sylvestris* есть два самостоятельных вида — *P. sosnowskyi* Nakai и *P. kochiana* Klotzsch — и что настоящей *P. sylvestris* на Кавказе совсем нет. По мнению Лачашвили, оба признаваемых им вида географически разделены. *P. sosnowskyi*, наиболее распространенный на Кавказе вид, растет в среднегорном и верхнегорном поясах, а *P. kochiana* — в субальпийском поясе, особенно в Анатолии, в Грузии же встречается лишь в Аджарии и в Джавахетии.

Необходимо, однако, обратиться к истории вопроса.

Первым из отечественных ботаников, занявшимся кавказскими соснами, был Х. Стевен (Steven, 1838), описавший из западного Закавказья две разновидности обыкновенной сосны. Одну из них он назвал крючковатая — var. *hamata*. Она обладает удлиненными коническими шишками, более длинными, чем листья, а также чешуями шишек, бугорки (апофизы) которых удлиненные, заостренные и отогнуты к основанию шишки. Образцы этой сосны доставил ему из Лазистана Витман; одновременно такую же сосну видел в субальпах Аджарского хребта и Нордман. Образцы, собранные Витманом, являющиеся типовыми, хранятся в карпологической коллекции Ботанического института АН СССР (БИН) в Ленинграде. Указанные признаки, как бы они ни казались значительными, не дают, по мнению Стевена, основания для отличения крючковатой сосны в ранге вида.

Другая установленная Стевеном разновидность — var. *argentea* отличается тем, что хвоя этого растения (Витман встретил одно дерево близ г. Артвина) блестяще-сизая. Такую же сосну видел, по замечанию Сте-

вена, и Нордман в Аджарском хребте. Мы полагаем, однако, что эта сосна не заслуживает классификационного ранга и предсталяет собой не более как редкую форму.

В ближайшем по времени общем обзоре сосен России Ледебур (Ledebur, 1851) подтвердил ранг разновидности для сосен, принятый Стевеном, почему все казалось простым и ясным для территорий, охваченных в западном Закавказье государственными границами того времени. Однако двумя годами раньше Кох (Koch, 1849) описал из прилежащего Турецкого Лазистана три вида сосны из группы *P. sylvestris*. Одна из них, открытая Клотчем и названная именем Коха — *P. kochiana* Klotzsch, происходила с Канлыдага близ Ардагана, другая — *P. armena* C. Koch — с Шахйолдага, в Карсском округе и третья — *P. pontica* C. Koch — из среднегорного и высокогорного поясов бассейна Чороха, без более точного указания места ее сбора. Первые две были указаны для высокогорий. Надо сказать также, что все три сосны были диагностически очерчены нечетко, а в отношении *P. pontica* C. Koch даже было замечено самим автором, что она ближе всего стоит к *P. laricio*, т. е. должна быть отнесена в другую группу видов.

С присоединением к России этой части Лазистана, ставшей Карсской областью, перед кавказскими ботаниками встал чисто практический вопрос об отношении этих новых сосен к тем, что им были известны для Кавказа ранее. Решить его, однако, было очень трудно. Кроме того что сосны эти были недостаточно очерчены диагностически, типовой материал был практически недоступен, так как гербарий Коха находился в Берлине.

Только через 50 лет, с первых годов XX века, русские ботаники начали широкие исследования Карсской области и гербаризировали в округах Артвинском, Ольтинском и Ардаганском, почему в их коллекции попали образцы, которые можно было бы рассматривать как топотипы описанных видов.

В конце прошлого века исследователи флоры Кавказа могли основывать свои представления о соснах Кавказа (сверх того, что им было известно по Ледебуру) на указанной публикации Коха и на его более поздней «Дендрологии» (Koch, 1873). В этой последней работе Кох с уверенностью показал для Кавказа *P. sylvestris* и *P. kochiana* Klotzsch; к последней как синоним отнесено название *P. sylvestris* var. *hamata* Stev. Что касается коховских видов *P. armena* C. Koch и *P. pontica* C. Koch, то у самого их автора не было уверенности в том, самостоятельные это виды или только лишь подвиды, первый — *P. kochiana*, а второй — *P. sylvestris*. Эта неуверенность Коха значительно поколебала доверие и к его видам сосен.

В самом конце минувшего века В. И. Липский (1899) в перечне видов флоры Кавказа удержал для сосен группы *P. sylvestris* мнение Ледебура, лишь в выноске заметив, что Кох, быть может, не без некоторого основания описал указанные виды.

Следует сказать, что Липский вообще-то критически относился к новоописаниям Коха и неоднократно отмечал в перечне, что «определения Коха далеко не из важных».

Чрезвычайно интересно то обстоятельство, что о var. *hamata* Stev. Липский заметил, что эта сосна дает скипидар и смолы, вращающие плоскость поляризации иначе, чем настоящая *P. sylvestris*. Это указание Липского потом многократно повторялось авторами последующих публикаций. К этому показанию нужно относиться, однако, с осторожностью, так как прежде следует провести вполне доказательное сравнительное исследование разных и при этом географически совершенно определенных растений *P. sylvestris*.

В перечень кавказских сосен Липский включил еще *P. montana* Duroi, указав на распространение этого вида в высокогорьях Кавказа. Эта ошибка совершенно непонятна, так как *P. montana* в действительности распространена только в горах Западной Европы — от Испании до восточных Карпат и севера Балканского полуострова. Более того, эта сосна отнюдь

не из группы *P. sylvestris*, а принадлежит другой генетической линии сосен, на Кавказе отсутствующей.

Эта ошибка Липского повлекла за собой новые ошибки. Так, в известной работе Медведева (1905) была установлена для Кавказа *P. montana* var. *caucasica* Medw., каковую Н. А. Буш (1917) возвел в видовой ранг — *P. caucasica* (Medw.) N. Busch, указав на то, что эта сосна «растет на скалах Дагестана, Дарьяльского ущелья и окрестностей Ардагана. Отличается целым рядом признаков от европейской *P. montana* и должна считаться особым видом». Все это ошибочно, а названия, предложенные Липским, Медведевым и Бушем, должны быть отнесены к наиболее распространенной на Кавказе сосне из группы *P. sylvestris*, так как горноевропейская *P. montana* на Кавказе, как сказано, решительно отсутствует.

Большое влияние на развитие представлений о кавказских соснах оказали исследования А. В. Фомина. Его первая работа (Фомин, 1914) в сущности выражала стремление обосновать отличения сосен, описанных Кохом. В дополнение к обычным отличительным признакам он исследовал анатомическое строение хвои, что, по его мнению, должно иметь существенное диагностическое значение. В результате он пришел в следующему выводу: обыкновенная сосна представлена на Каквазе двумя подвидами: 1) *P. sylvestris* ssp. *hamata* (Stev.) Fom. и 2) *P. sylvestris* ssp. *armena* (C. Koch) Fom. Сосна Коха — *P. kochiana* Klotszch — квалифицирована им как разновидность *P. sylvestris* ssp. *hamata* var. *kochiana* (Klotzsch) Fom. Что касается коховской *P. pontica* C. Koch, то она понимается им как разновидность — *P. sylvestris* ssp. *hamata* var. *subalpina* Fom.

В другой, еще более значительной работе о голосемянных Кавказа и Крыма Фомин (1928) несколько изменил свое мнение. Из группы сосен *P. sylvestris* s. l. на Кавказе в этой работе указаны: 1) настоящая *P. sylvestris* и ее разновидность var. *subalpina* Fom. (каковую ранее он относил к подвиду ssp. *hamata*); 2) *P. hamata* (Stev.) Fom., принятая здесь в ранге вида, причем var. *kochiana* (Klotzsch) Fom. причислена сюда же как разновидность; 3) *P. armena* C. Koch также принята в ранге вида и при этом названия, предложенные Медведевым и Бушем, отнесены в синонимы именно к этой сосне. Таким образом, по Фомину, группа сосен типа *P. sylvestris* представлена на Кавказе тремя видами.

Следует сказать, что есть некоторые основания считать Д. И. Сосновского автором комбинации — *P. hamata* (Stev.) Sosn., опубликовавшим в ранге вида разновидность, установленную Стевеном (Сосновский в кн.: Гроссгейм, Сосновский, Шишкин, 1925) за три года до Фомина.

В том же 1928 г. А. А. Гроссгейм напечатал первый том «Флоры Кавказа», в обзоре сосен которого указал из этой группы два вида: 1) *P. armena* C. Koch и 2) *P. hamata* (Stev.) Sosn.; к последней как разновидности были отнесены var. *kochiana* (Klotzsch) Fom. и var. *pontica* (C. Koch) Grossh.

В обзоре сосен для «Флоры СССР» В. Л. Комаров (1934) нашел нужным согласиться с указаниями на распространение на Кавказе: 1) *P. hamata* (Stev.) Sosn., 2) *P. kochiana* Klotzsch, с распространением в б. Карсской области, тогда уже отошедшей к Турции; 3) *P. armena* C. Koch — только в субальпах юго-западного Закавказья и 4) *P. sylvestris* L., которая указана и для северного склона Главного хребта и для всего западного Закавказья.

Издание «Флоры СССР», как известно, вызвало усиление исследовательской работы на местах и привело к опубликованию республиканских и многих региональных флор. Таким образом, появились и новые обзоры кавказских сосен.

Во втором издании «Флоры Кавказа» Гроссгейм (1939) указал из этой группы сосен только два вида: 1) *P. hamata* (Stev.) Sosn., с одной разновидностью — var. *subalpina* Fom. и 2) *P. kochiana* Klotzsch — только в Джавахетии и в б. Карсской области. Во «Флоре Абхазии» А. А. Колаковским (1938) названы для этой части западного Закавказья два вида — *P. sylvestris* L. и *P. hamata* (Stev.) Sosn. Во «Флоре Грузии» (т. 1, 1941) был принят

один вид *P. hamata* с разновидностями var. *subalpina* Fom. и var. *kochiana* (Klotzsch) Fom.

Как видно, противоречивость мнений исследователей отнюдь не уменьшилась; в то же время наметилась тенденция к уменьшению числа самостоятельных видов сосен из этой группы на Кавказе. Так, в «Дендрофлоре Кавказа» (т. 1, 1959) *P. kochiana* Klotzsch была указана только для Джавахетии и прилежащей части Турции, тогда как для всей области распространения сосны на Кавказе назван только один вид *P. sosnovskyi* Nakai.

Что касается названного эпитета, предложенного в 1939 г. японским ботаником Накаи, то он был вполне законным, так как ни Сосновский, ни Фомин, опубликовавшие видовые комбинации на основании названия разновидности var. *hamata* Stev., не заметили того, что этот эпитет был занят еще в 1857 г. для одной сосны из Средней Америки.

Наиболее радикально вопрос о ранге кавказской сосны типа *P. sylvestris* был решен еще самим Кохом в его «Дендрологии» (Koch, 1873), где был признан только один вид, для которого избрано название *P. kochiana* Klotzsch на основании страничного приоритета. Этому номенклатурному решению последовал и А. Л. Тахтаджян во «Флоре Армении» (т. 1, 1954).

Вопрос о крючковатой сосне var. *hamata* Stev. в Крыму был не менее спорным, чем на Кавказе, хотя и не вызвал столь же большую литературу. Известный исследователь Крымской флоры Е. В. Вульф провел специальное исследование (Вульф Е. В., Е. М. Попова, 1924) этой сосны и пришел к заключению, что это не более чем форма, не имеющая систематического значения. В соответствии с этим выводом в первом томе крымской флоры (Вульф, 1927) он указал для Крыма один вид — *P. sylvestris* L. Напомним, что в специальном исследовании крымско-кавказских сосен Фомин (1928) указал для флоры Крыма и *P. sylvestris*, и *P. hamata* (Stev.) Fom. как самостоятельные виды, с чем согласился в своем обзоре и Комаров (1934).

Совершенно неожиданное мнение о крымской сосне этого типа высказал Э. М. Кондратюк (1960). Мало того, что он различал здесь два вида, он полагал при этом, что оба они до него еще не были и открытыми. Один из этих видов он назвал *P. zerovii* Kondr., а другой — *P. rostellata* Kondr. Более того, Кондратюк полагал, что первый принадлежит видовому ряду *Sylsvestres* Kondr., а второй — ряду *Hamatae* Kondr. Мы видим, таким образом, что по мнению Кондратюка, отличение крючковатых сосен (ser. *Hamatae*) так значительно, что они образуют особый генетический ряд. Мы полагаем, однако что это очень преувеличено, хотя в горном Крыму, может быть, возможно различать кое-где две сосны типа *P. sylvestris*, что впрочем сомнительно. Заметим, что во втором издании украинского определителя (Визн. Росл. Укр., 1965) коллеги Кондратюка указали для Крыма только *P. hamata* (Stev.) Sosn., как это было сделано и С. С. Станковым в его известном «Определителе» (Станков-Талиев, 1957).

Особый интерес для нас имели результаты флористических исследований Турции, которые на протяжении многих лет вел английский ботаник Дэвис. Он, конечно, с особым вниманием исследовал на месте виды сосен, опубликованные Кохом из б. Карсской обл. и прилежащих районов Восточной Анатолии. В результате Дэвис пришел к выводу (Davis, 1965), что *P. hamata* (Stev.) Sosn., *P. armena* C. Koch и *P. kochiana* Klotzsch различены быть не могут, что в Турции распространена только одна сосна из этой группы и что ее нужно отнести к линнеевскому виду *P. sylvestris* L. Дэвис заметил при этом, что признаки *P. hamata* (Stev.) Sosn. встречаются спорадически во всем турецком материале и что эта сосна более всего распространена на севере Малой Азии — в Анатолии.

Тем не менее турецкий исследователь Эличин (Elicin, 1971) нашел нужным отличить анатолийскую сосну в ранге особого подвида — *P. sylvestris* subsp. *kochiana* (Klotzsch) Elicin.

Обращаясь далее к западу, мы видим, что сосна кавказского облика из группы *P. sylvestris* распространена на Балканском полуострове, по

крайней мере в его восточной причерноморской части. П. Чернявски в 1954 году опубликовал специальное исследование болгарской сосны и пришел к заключению, что ее следует отнести к *P. hamata* (Stev.) Sosn. В генеральной дендрологии Болгарии (Чернявски и др., 1959) это мнение было решительно подтверждено. Следует, однако, заметить, что в первом томе «Флоры Болгарии» Стоянов (1963) квалифицировал эту сосну лишь в ранге формы *P. sylvestris* L. Мы видим, таким образом, что и здесь, в западной части ареала этой сосны, существует противоречие в оценке ее таксономического ранга.

В специальном исследовании сосны обыкновенной в СССР Правдин (1964), пришел к заключению, что на Кавказе и в Крыму *P. sylvestris* представлена особым подвидом *P. sylvestris* ssp. *hamata* (Stev.) Sosn., с тремя экотипами, которые он принял в ранге разновидностей: var. *kochiana* (Klotzsch) Fom., var. *subalpina* Fom. и var. *armena* (C. Koch) Pravdin, Крымско-кавказский подвид от типового отличается, по Правдину, тем. что среднее число смоляных ходов в хвое 4—8, они прилегают к гиподерме, хвоя зимой не желтеет, тогда как у типового подвида среднее число смоляных ходов 8—12, максимально 12—15, они непосредственно прилегают к гиподерме, хвоя зимой желтеет. Правдин (стр. 134) особо подчеркивает важность «физиологического» признака — тот факт, что цвет хвои у кавказской сосны не подвержен сезонной изменчивости, и что этот признак является наследственным. Зеленый цвет хвои у экземпляров кавказского подвида сосны сохраняется зимой и под Москвой у 12-летних растений.

Специальное изучение *P. sosnovskyi* Nakai, проведенное Р. М. Шишниашвили (1967), считающим ее отдельным видом, дало довольно яркое представление об изменчивости этого вида на Кавказе. В обзорном очерке он (Шишниашвили, 1968) подтвердил в общем выводы Правдина, особо отметив и то, что в Средней России в географических культурах этот вид «выпадает совсем или растет очень плохо».

Здесь уместно напомнить о работе Г. Д. Ярошенко (1929), касающейся отличия местной сосны Армении от сосны среднерусской, в частности черниговской. По наблюдениям Ярошенко, армянская сосна отличается укороченными междоузлиями, вообще более слабым ростом и более интенсивной ярко-зеленой окраской хвои, тогда как хвоя черниговской сосны более бледная, серовато-зеленая. Особенно ярко эти различия проявлялись при сравнительной культуре той и другой сосны в Дилижанском лесничестве в северной Армении. По исследованию Ярошенко, на 4-летних саженцах длина хвои местной армянской сосны 4—6 см, а черниговской — 5—7. Густота хвои на верхушечных побегах этих саженцев (на последних 5 см по длине ветви) у черниговской сосны 35—45 пучков, а у армянской — 95—110 пучков. Сеянцы той и другой сосен резко различаются по облику уже в возрасте одного года.

Главное отличие армянской сосны — более крупные семена, более густое расположение хвои, более темноокрашенная и более короткая хвоя и ясно выраженная наклонность к образованию крючкообразных или пирамидальных выростов на чешуях шишек.

Очень интересно в связи со всем сказанным специальное исследование шишек сосны, проведенное Сташкевичем (Staszkiewicz, 1968). На основании биометрического исследования шишек из 117 популяций Южной Европы и Кавказа автор пришел к выводу, что они могут быть отнесены к трем основным типам: южному — Meridionalis, западноевропейскому — Cassicola и подкарпатскому — Subcarpatica. Шишки этих типов связаны переходными формами, которые автор относит к двум промежуточным типам. Первые два типа преобладают на западе южноевропейской части ареала *P. sylvestris*, тогда как юго-восточной Европе и Кавказу свойствен тип Subcarpatica. Казалось бы, наметилась определенная закономерность, однако в более поздней работе Сташкевич (Staszkiewicz, 1970) указал тип Subcarpatica и для Финляндии, что подрывает его построение в публикации 1968 г.

Что касается североевропейских типов сосен, то Сташкевич (1968) сближает типы Scotica (шотландский) и Suecica (шведский), что, конечно, естественно. Чрезвычайно интересно, однако, то, что, по его мнению, тип Lapponica очень сходен с типом Meridionalis из высокогорий восточных Альп (var. engadinensis). Автор замечает при этом, что оба эти типа, возможно, происходят от общей более древней популяции.[1] По Сташкевичу, в межледниковых отложениях Польши, как и в раннеголоценовых, шишки сосны сходны с типами Meridionalis, Lapponica и даже с Cassicola.

Особенно важно для нас заключение Сташкевича о том, что, по его мнению, кавказская *P. sylvestris* не может быть отличена даже в ранге подвида.

Изложенные нами противоречивые сведения о таксономическом ранге *P. sylvestris* на Кавказе кажутся нескончаемыми, а сам вопрос неразрешимым. При внимательном отношении ко всему сказанному нельзя, однако, не заметить того, что на протяжении 137 лет все исследователи вопроса стремились решить его только на основании морфологических различий сосен. Безуспешность этого стала теперь очевидной, почему и нужно было принять во внимание другие обстоятельства. Прежде всего следовало, конечно, обратиться к прошлому, к истории сосен и к историческому прошлому растительности Кавказа, т. е. к истории ее формирования.

Для того чтобы представить себе хотя бы в самом общем виде обстановку, в которой формировалась растительность Кавказа в прошлом, следует обратиться к палеогеографическим данным.

С началом неогена в Южной Европе и прилежащей Азии образовались внутренние морские бассейны — то длительно разделенные, то временно соединявшиеся. Это были: 1) наименьший из них Венский бассейн в Австрии; 2) Паннонский бассейн в Венгрии, остаток которого существует и ныне как оз. Балатон; 3) Дакский бассейн, затоплявший современную нижнедунайскую низменность и захватывавший западную часть современного нам Черного моря, и 4) Эвксинский бассейн, занимавший восточную часть нынешнего Черного моря. Восточнее располагался Арало-Каспийский бассейн, объединявший Аральское и Каспийское моря. Иногда возникало единое Сарматско-Понтийское море, которое простиралось от Арала на Востоке до дунайских Железных Ворот на Западе. При взгляде на физическую карту Южной Европы и прилежащей Азии нетрудно увидеть эти низменности, некогда затоплявшиеся морями. Легко заметить при этом и то, что западные из названных морских бассейнов почти полностью отделяли южноевропейские Альпы от Карпат, а Трансильванские Альпы — от гор Балканского полуострова. Территория последнего, вероятно, только с плиоцена имела с Южной Европой небольшой контакт лишь в области Динарских альп и, может быть, еще у Железных Ворот на Дунае. Таким образом, обширная территория Балканского полуострова, особенно на Востоке, на многие миллионы лет была полностью или почти полностью отделена от европейских Альп и гор Средней Европы. В то же время Балканский полуостров через сушу, остатки которой ныне представлены Эгейским архипелагом, был слит с Малой Азией. Известно, что Балканский полуостров, являющийся ныне частью Европы, с начала миоцена был полуостровом Азии, расположенным на крайнем юго-западе этого великого континента.

Все это и привело к созданию довольно определенно очерченного комплекса элементов Балкано-Малоазийской флоры, отчасти расселившихся

[1] Обращая внимание на это указание Сташкевича, я позволю себе заметить, что в новейшем обзоре по систематике рода *Picea* (Бобров, 1971) указывалось, что высокогорная восточноальпийская ель очень близка к сибирской *P. obovata*, крайние западные популяции которой находятся в наше время на самом севере Скандинавии, т. е. там же, где произрастает и сосна *P. sylvestris* типа «lapponica».

на востоке и по Кавказскому перешейку. Вспомним также, что Сарматско-Понтийское море длительно существовало, отделяя Кавказ от северных равнин; вспомним и о том, что и после редукции этого моря неоднократно восстанавливалась связь Каспийского и Черноморского бассейнов, что вновь и вновь пресекало возможности миграционных контактов кавказской флоры с равнинами Севера. Известно, что с юга для этих контактов препятствий не было, почему заселение Кавказа здесь проходило свободно. Западные территории Кавказа при этом оказались топографически в том же положении, что и север Малой Азии и восток Балканского полуострова.

Таким образом, крайний юго-восток Европы и крайний юго-запад Азии вместе с областью, ныне занятой Черным морем, оказались с начала неогена в значительной изоляции. Это и определило обстановку, в которой здесь складывался растительный покров. К сказанному следует добавить, что на месте современного Черного моря существовала так называемая Понтийская суша и в миоцене и в плиоцене, едва ли не до конца последнего, причем на протяжении всего неогена очертания этой суши менялись. Современные ареалы многих видов, как бы окружающие Черное море, являются в сущности остаточными, так как некогда они простирались и на Понтийскую сушу, ныне затопленную морем.

В очень важной работе В. П. Малеева (1940) обосновано выделение особой Эвксинской провинции Средиземноморской ботанико-географической области, провинции той самой территории, о палеогеографическом прошлом которой шла речь. Эта Эвксинская провинция охватывает, по Малееву: 1) горный Крым, 2) Западное Закавказье, 3) северную Анатолию, 4) Причерноморскую Болгарию, к югу от Варны. Важнейшими чертами растительного покрова провинции являются: 1) леса из восточного бука *Fagus orientalis*, с подлеском и вторым ярусом из вечнозеленых *Buxus*, *Rhododendron*, *Laurocerasus*, *Ilex* и 2) участки гемиксерофильной растительности разного характера и состава. Флористическая обособленность Эвксинской провинции подчеркивается ареалами таких, например, лесообразующих видов, как *Fagus orientalis*, *Quercus iberica*, *Carpinus caucasica*. Ареалы их настолько характерны, что вошли и в учебные руководства (Strasburger, 1971, Tab. 687, 689). К названным растениям Малеев добавляет как особо характерные *Quercus hartwissiana*, *Rhododendron ponticum* и *Vaccinium arctostaphylos*. Сюда можно отнести также *Ilex colchica* и *I. stenocarpa*, замещающие европейский вид *I. aquifolium*. Добавим к этому три вида рода *Abies* (ser. *Nordmannianae*) и три вида рода *Corylus* (sect. *Monophyllon*). Перечень таких видов, характерных для Эвксинской области, можно значительно увеличить; многие из них перечислены в указанной работе Малеева. Существенно важно заметить, что большинство этих видов генетически связано с лесными западно- и южноевропейскими видами, замещая их, и лишь немногие — с видами собственно средиземноморскими.

Отмеченная уже оторванность Кавказа в неогене от равнин, расположенных от него к северу, определяет факт отсутствия во флоре Кавказа (может быть лучше сказать в Эвксинской провинции) кедровой сосны, лиственницы, ели северного типа (sect. *Picea*) и пихты из ряда *Sibiricae*. Ель и пихта там есть, но они принадлежат южным генетическим линиям развития, но не северным евросибирским. Эти негативные черты со своей стороны подчеркивают особенности флоры Эвксинской провинции. Что касается кавказской сосны из группы *P. sylvestris*, то и она в генетическом отношении ближайше связана именно с южноевропейской сосной этого типа, а не с сосной евросибирской.

Для характеристики кавказской *P. sylvestris* в высшей степени важны ценотические особенности сосняков, слагаемых ею здесь на Кавказе. Обратим внимание прежде всего на сосняки Закавказья.

В работе В. Ф. Дарахвелидзе (1959), посвященной горным соснякам Грузии, дан перечень их типов с краткими характеристиками некоторых из них. Здесь названы: Pinetum siccum, Pin. quercetosum, Pin. orientalis-

carpinosum, Pin. azaleosum, Pin. mixto-fruticosum, Pin. cytisosum, Pin. pteridosum. В характеристике первого из них сказано, что подлесок здесь слабо развит и состоит из *Berberis*, *Cytisus*, *Juniperus*, *Carpinus orientalis*; в травяном покрове — *Festuca*, *Agropyrum*, *Teucrium*, *Fragaria*. В сосняке типа Pinetum quercetosum значительная примесь *Picea orientalis*, *Abies nordmanniana*, *Quercus hartwissiana*. В сосняке Pinetum mixto-fruticosum подлесок из *Thelycrania*, *Rhus*, *Pyracantha*, *Berberis*, *Crataegus*. В типе Pinetum pteridosum в подлеске — *Azalea*, *Corylus*, *Carpinus orientalis*.

Для сосняков западной Грузии Л. Б. Махатадзе и М. А. Сванидзе (1968а, б) отметили 23 типа, наиболее распространенным из которых является Pinetum siccum.

В работе Махатадзе (1949) показано, что основная формация Кавказской сосны в Центральном Закавказье — сосново-дубовые леса с сосной в первом ярусе и со вторым ярусом из *Quercus iberica*, *Carpinus orientalis*, *Acer hyrcanum*, *A. laetum*, *A. campestre*, *Crataegus* (2 вида), *Pyrus*, *Cornus* (2 вида), *Prunus*, *Malus*; в третьем ярусе — *Daphne caucasica*, *Cytisus*, *Genista*, *Rosa* (2 вида), *Euonymus* (3 вида), *Cotoneaster*; в травяном покрове — *Carex humilis*, *Poa nemorosa*, *Dactylis glomerata*.

Нет нужды давать еще дополнительные справки о типах лесов Закавказья, так как и сказанное достаточно характеризует их. Мы видим, что по их сложению и составу второго яруса и подлеска эти сосняки очень сходны со смешанными широколиственными и особенно с дубово-грабинниковыми лесами, в составе которых немало южных элементов гемиксерофильного характера. Указанное сходство позволяет нам высказать предположение, что эвксинская сосна в процессе ее обособления постепенно утеряла свои ценотические связи и нашла себе место в смешанных дубово-широколиственных лесах с участием гемиксерофильных видов.

Обратимся далее к соснякам Главного Кавказского хребта и северного его склона. Особенно яркую и обстоятельную характеристику их дал И. И. Тумаджанов (1938) в его известной работе «Леса горной Тушетии». Здесь описано несколько типов сосняков, из которых особенно интересны значительно распространенные Pineta myrtillosa, Pin. oxalidosa и Pin. vacciniosa. В сосняке-черничнике (Pin. myrtillosum) в травяном покрове преобладают *Vaccinium myrtillus*, *Melica nutans*, *Deschampsia flexuosa*, *Pirola media*, *P. secunda*, *Goodyera repens*, *Oxalis acetosella*, *Linnaea borealis*, в моховом покрове — *Hylocomium*, *Pleurozium*. В сосняке-кисличнике Pin. oxalidosum травяной покров составляют *Oxalis acetosella*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Melica nutans*, *Linnaea borealis*, *Pirola* (3 вида), *Rubus saxatilis*, *Paris quadrifolia*, *Dryopteris linnaeana*, *Fragaria vesca*, *Goodyera repens*. Сосняк-брусничник Pin. vacciniosum в том же покрове имеет *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Calamagrostis arundinacea*, *Solidago virgaurea*, *Rubus saxatilus*.

Мы видим, таким образом, что сосновые леса Закавказья и Главного хребта настолько различны, что в сущности даже несопоставимы, хотя, казалось бы, должны быть отнесены к одной формации.

Следует полагать, что формационное различие сосняков Западного Закавказья и сосняков северного склона Главного хребта связано и с различием их доминантов. Мы полагаем, что способность расы-вида создать особую формацию является свидетельством ее самостоятельности.

И. И. Тумаджанов (1963) совершенно справедливо указал, что сосняки Тушетии образуют типично северные лесные ценозы и что они являются наследием ледниковой эпохи. Сосна проникла на Кавказ, по его мнению, в ледниковую эпоху вместе с двумя видами белых берез и такими растениями, как *Padus racemosa*, *Alnus incana*, *Populus tremula*, *Sorbus aucuparia*, *Lonicera xylosteum*, с четырьмя видами *Ribes* и с такими спутниками бореальных лесов как *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Rubus saxatilis*, *Empetrum nigrum*, *Linnaea borealis*, *Pirola* (5 видов), *Oxalis acetosella* и *Luzula pilosa*. Из лесных трав сюда проникли орхидеи *Neottia*, *Gymnadenia*, *Goodyera*. Кавказа достигли также и бореально-лесные

мхи и лишайники. Этот комплекс видов и сообщает указанным соснякам Тушетии облик типично северных ценозов.

В Тушетии Тумаджановым были описаны и другие типы сосняков, в сложении которых заметно и даже значительно участие гемиксерофильных элементов, характерных для сосняков Центрального и Западного Закавказья. Последние отчасти охарактеризованы и в более поздней работе Махатадзе и Сванидзе (1968б).

Обратившись к характеристике растительного покрова северного склона Западного Кавказа, мы находим указания на то, что для сосняков Карачаево-Черкессии характерны те же спутники северных сосняков — *Oxalis acetosella*, *Lycopodium annotinum*, *Pirola secunda*, *Rubus saxatilis*, *Goodyera repens*, как это отмечено в работе В. П. Веселовского (1927). Р. А. Еленевский (1940), исследовавший высокогорья северных склонов Западного Кавказа, отметил, что в верховьях Кубани распространены «настоящие сосновые боры-зеленомошники с *Linnaea borealis*, поразительно похожие на наши северные леса». В более поздней работе Тумаджанова (1963) эти характеристики были подтверждены.

Мнение Тумаджанова (1938) о том, что сосняки Тушетии являются наследием ледниковой эпохи и что сосна с ее спутниками проникла на Кавказ в ледниковое время, конечно, совершенно справедливо. Оно вполне отвечало концепции И. М. Крашенинникова о плейстоценовом флористическом комплексе, позднее названном Ю. Д. Клеоповым бетулярным. Этот комплекс видов слагал растительный ландшафт, основные элементы которого в связи с событиями плейстоцена были смещены на юг и достигли быстро поднимавшихся тогда гор Кавказа, а также и Крыма. Здесь уместно вспомнить и о том, что, очевидно, с этим ландшафтом, простиравшимся к югу, было связано существование таких северных животных, как мамонт, лось и бурый медведь, также достигших Кавказа в плейстоцене и здесь распространившихся, что палеонтологически доказано.

В работе, посвященной четвертичной истории растительности Кавказа и Крыма, Малеев (1948 : 23) писал, что сосняки северного Кавказа «сложились в результате иммиграции с севера, в эпоху максимального оледенения сопутствующих сосне бореальных элементов. Не исключена возможность, что вместе с ними иммигрировала на Кавказ и распространенная на северном Кавказе раса *P. sylvestris*, которая в таком случае должна отличаться от закавказской». Этот вопрос еще нуждается в тщательном систематическом изучении, добавил к сказанному Малеев.

Выяснение этого вопроса было проведено на основе изучения гербарных материалов и визуального ознакомления с очень немногими естественными и искусственными насаждениями. Создалось впечатление, что и на северном склоне Главного хребта распространена отнюдь не бореальная евросибирская сосна, а та же сосна, что растет всюду и в Закавказье. Не исключена, конечно, возможность того, что где-либо в изолированных укромных местах еще сохранилась как крайняя редкость сосна северной расы.

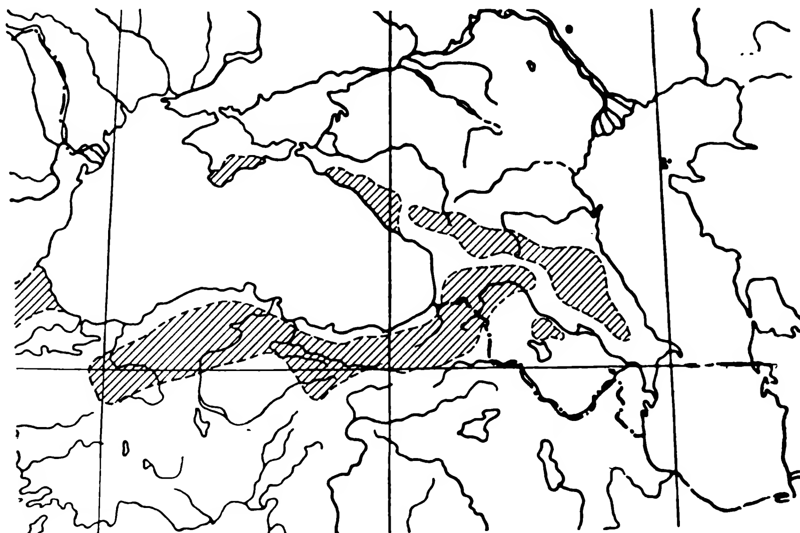
В связи с этим выводом возникает новый недоуменный вопрос, почему в сосняках Северного Кавказа доминантом является не бореальная евросибирская сосна, несомненно пришедшая в плейстоцене на Кавказ, а другая сосна из группы *P. sylvestris*, определяющая как доминант другую, не таежную формацию сосновых лесов? Что же произошло на Кавказе с таежной сосной?

Мы можем предположить, что в плейстоцене сосняки Кавказа были вытеснены в северной части их ареала таежными сосняками евросибирского характера, а кавказская сосна была поглощена здесь пришедшей с севера евросибирской сосной. Можно представить себе, как протекали на Кавказе события и совсем недавнего прошлого. С концом плейстоцена, когда началось потепление, здесь стала складываться обстановка, более благоприятная для кавказской сосны, почему она стала теснить бореальную сосну. С началом атлантического времени потепление это усилилось и процесс вытеснения ускорился. Процесс этот шел и здесь путем интрогрес-

сивной гибридизации сосен. В условиях, более благоприятных для кавказской сосны, признаки этой последней оказались доминантными, что привело к подавлению и даже поглощению ею бореальной сосны, так как последняя оказалась в менее благоприятных для нее условиях.

Удивительный облик сосновых лесов северного склона Главного хребта, где эдификатором стала не бореальная, а кавказская сосна, является результатом этого процесса. Бореальная сосна здесь практически всюду поглощена сосной кавказской.

В этом вытеснении одной сосны другою нельзя не заметить смены эдификаторов, которые, как известно, определяют лицо формации. Мы видим, что здесь на Кавказе бореальная евросибирская сосна сменилась в голоцене сосной кавказской, лучше сказать эвксинской. Процесс этот отражает смену формации бореальных сосновых боров сосняками эвксинскими.



Распространение *Pinus kochiana* Klotzsch в Эвксинской ботанико-географической провинции (схема).

На основании всего сказанного можно заключить, что во флоре Кавказа, как и во всей Эвксинской ботанико-географической провинции, распространен только один вид сосны из группы *P. sylvestris*. Этот вид по правилу приоритета следует называть *P. kochiana* Klotzsch. Ареал *P. kochiana*, как это видно на помещенной здесь схеме (см. рисунок), является вполне определенным; не совсем ясно распространение этого вида лишь на Балканском полуострове.

Морфологические отличия *P. kochiana* довольно хорошо очерчены Стевеном, Ярошенко и Правдиным. Отличия *P. kochiana* от *P. sylvestris* s. st. составляют следующие признаки: удлиненные конические шишки, обычно превышающие хвою; удлиненные, заостренные и отогнутые к основанию шишек бугорки апофизов на чешуях; более темная ярко-зеленая хвоя, на 1—2 см более короткая; в два-три раза более густо олиственные концы, побегов, что особенно хорошо видно у молодых саженцев; нежелтеющая зимой хвоя; вдвое меньшее число смоляных ходов в хвое. К сказанному следует добавить, что в «географических культурах» в Средней России *P. kochiana* выпадает совсем или развивается очень плохо.

Номенклатура кавказской сосны представляется в следующем виде:
Pinus kochiana Klotzsch ex C. Koch, 1849, Linnaea 22 : 296: C. Koch, 1873, Dendrol. 2, 2 : 280; Комаров, 1934, Фл. СССР 1 : 170; Гроссгейм, 1939, Фл. Кавк., 1 : 59; Тахтаджян, 1954, Фл. Арм. 1 : 82; Mirov, 1967, Pinus : 552; Лачашвили, 1970, Фл. Грузии 1 : 128.
P. sylvestris var. *hamata* Stev., 1838, Bull. Soc. Nat. Mosc. 11 : 52.

P. armena C. Koch, 1849, l. c.: 298; Гроссгейм, 1928, Фл. Кавк. 1 : 25; Комаров, 1934, цит. соч. 1 : 171.
P. pontica C. Koch, 1849, l. c. : 297.
P. montana var. *caucasica* Medw. 1905, Дер. и кустарн. Кавк. 1 : 11.
P. sylvestris ssp. *hamata* (Stev.) Fom. 1914, Вестн. Тифл. бот. сада 34 : 20; Правдин, 1964, Сосна обыкн. : 135.
P. sylvestris ssp. *hamata* var. *kochiana* (Klotzsch) Fom. 1914, цит. соч. : 20.
P. sylvestris ssp. *hamata* var. *subalpina* Fom. 1914, цит. соч. : 20; Гроссгейм, 1939, Фл. Кавк. 1 : 59; Правдин, 1964, цит. соч. : 135.
P. caucasica (Medw.) N. Busch, 1917; Ценн. дер. Кавк. 5 : 16.
P. hamata (Stev.) Sosn. 1925; Фл. Тифл. 1 : 11, non Roezl, 1857; Гроссгейм, 1928, Фл. Кавк. 1 : 26; Комаров, 1934, цит. соч. 1 : 170; Гроссгейм, 1939, Фл. Кавк., изд. 2, 1 : 58; Колаковский, 1938, Фл. Абх. 1 : 54; Сосновский, 1941, Фл. Грузии 1 : 57; Чернявски и др., 1959, Дърв. Бълг., 1 : 38.
P. sylvestris subf. *hamata* (Stev.) Hayek, 1927, Prodr. Fl. Balk. 1 : 41; Стоянов, 1963, Фл. Бълг., 1 : 165.
P. hamata (Stev.) Fom. 1928, Голонас. Кавк. кр.: 19.
P. hamata var. *kochiana* (Klotzsch) Fom. 1928, l. c. : 25; Гроссгейм, 1928, цит. соч. 1 : 26; Сосновский, 1941, цит. соч.: 58; Правдин, 1964, цит. соч.: 135.
P. armena f. *obtusa* Fom. et f. *parviflora* Fom. 1928, l. c. : 27.
P. hamata var. *pontica* (C. Koch) Grossh. 1928, l. c. : 26.
P. kochiana var. *parviflora* (Fom.) Grossh. 1939, l. c. : 60.
P. hamata f. *obtusa* (Fom.) Grossh. 1939, l. c. : 59.
P. sosnowskyi Nakai, 1934, Indig. Sp. Conif. Tax. Korea a. Manch. 4 : 333.
P. zerovii Kondr. 1960. Дик. хв. Укр. : 77.
P. rostellata Kondr. 1960, l. c. : 85.
P. hamata var. *armena* (C. Koch) Pravdin, 1964, l. c. : 135.
P. sylvestris ssp. *kochiana* (Klotzsch) Eliçin, 1971, Istanbul Univ. Orm. Fakult. Derg. 20 (2) : 289, 1970.
P. montana auct. fl. cauc. non Mill. 1768, Липский, 1899, Фл. Кавк.: 496.
P. sylvestris auct. non L., 1753; Вульф, 1927, Фл. Крыма I, 1 : 37, Фомин; 1928, цит. соч.: 21; Комаров, 1934, цит. соч. 1 : 167, p. p.; Davis, 1965, Fl. Turkey, 1 : 72.
P. lazica Schischk. nom. in herb. Tphil.; Жуковский, 1933, Земл. Турция, nom.; Eliçin, 1970, l. c.

Тип вида: Auf dem Kanly-Dag über der Kurquellen auf Porphyr, c. 7000'hoch; bei Artahan auf Trachyt, c. 5500' hoch. — типовые образцы утрачены. Типовые образцы разновидности — var. *hamata* Stev. — «E. prov. Lazistan attulit D. Wittmann» — хранятся в карпологической коллекции БИНа (Ленинград).

Распространение вида: Эвксинская ботанико-географическая провинция.

ЛИТЕРАТУРА[2]

Бобров Е. Г. (1971). История и систематика рода *Picea* A. Dietr. Нов. сист. высш. раст., 1970, 7 : 5—40. — Веселовский В. П. (1927). О лесах верховьев реки Белой и Карачая. Тр. Сев.-Кавк. асс. н.-и. институтов, 8. — Вульф Е. В., Е. М. Попова. (1924). Обыкновенная сосна в Крыму. Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт., 53, 3 : 17. — Гамбарян П. П. (1967). Систематика сосен Кавказа с применением биометрии. Тр. Бот. инст. АН АрмССР, 16 : 91—100. — Гулисашвили В. З., А. В. Васильев. (1959). Дендрофлора Кавказа, 1 : 136. — Дарахвелидзе В. Ф. (1959). Естественное возобновление горных сосняков Грузии. Лесн. ж., 6. — Малеев В. П. (1940). Растительность Причерноморских стран (Эвксинской провинции Средиземноморья), ее происхождение и связи. Тр. БИН АН СССР, сер. 3, 4 : 135—251. — Малеев В. П. (1948). Основные этапы развития растительности Средиземноморья и горных областей юга СССР (Кавказа и Крыма) в четвертичный период. Тр. Гос. Никитск. бот. сада, 25, 1—2 : 1—28. — Махатадзе Л. Б. (1949). Гориджварская сосновая роща как остаток сосновых лесов.

[2] Все литературные источники по номенклатуре и систематике, упомянутые в тексте статьи, процитированы в номенклатурном абзаце.

Тр. Инст. леса (Тбилиси), 1 : 241—245. — Махатадзе Л. Б., М. А. Сванидзе. (1968а). Сосновые леса и закономерности растительности бассейна р. Ингури. Тр. Тбилисск. инст. леса, 17 : 61. — Махатадзе Л. Б., М. А. Сванидзе. (1968б). Закономерности распределения лесной растительности и типы сосновых лесов горной Тушетии. Тр. Тбилисск. инст. леса, 17 : 85. — Правдин Л. Ф. (1964). Сосна обыкновенная. — Тумаджанов И. И. (1938). Леса горной Тушетии. Тр. Тбилисск. бот. инст., 5 : 105—248. — Тумаджанов И. И. (1963). Опыт дробного геоботанического районирования северного склона Большого Кавказа (на примере Карачая). — Шишниашвили Р. М. (1967). Изменчивость морфологических признаков сосны Сосновского. Тр. Тбилисск. инст. леса, 17. — Шишниашвили Р. М. (1968). Внутривидовая изменчивость сосны Сосновского. Автореф. дисс. — Ярошенко Г. Д. (1929). Сосна и дуб Армении. — Carlisle A. (1958). A guide to the named variants of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.). Forestry, 31, 2 : 203—204. — Eliçin C. (1971). Sous-espèce ecologique du pin sylvestre en Turquie. Istanb. Univ. Orm. Fakültesi Derg., 20 (2) : 289, 1970. — Staszkiewicz J. (1968). Investigation on *Pinus sylvestris* L. from South-easterne Europe and from Caucasus and its relation to the pine from other territories of Europe based on morphological variability of cones. Fragm. florist. et Geobotan., 14, 3 : 259—315. — Staszkiewicz J. (1970). Systematika i zmiennos'č — Sosna swyczajna. Monogr. popularnonaukowe, I. — Strasburger E. (1971). Lehrbuch der Botanik, 30 Auflage.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 19 III 1975.

SUMMARY

Futility of one and a half century long discussion on the taxonomy of the Caucasian *Pinus sylvestris* is due to the fact, that investigators tried to solve the problem on purely morphological basis, with no consideration of the geographical aspect of the matter. The regarding of paleogeographical situation in neogen, which determined the formation of the Euxint botanico-geographical province vegetation, has shown, that Caucasian pine of this type is closely connected with the mountain Southern European pine, and not with the boreal Euro-Siberian one. Analogous Southern European affinities are obvious in other forest-forming species of the Caucasus (*Fagus*, *Carpinus*, some *Quercus* species, etc.). The boreal Euro-Siberian pine has reached the Caucasus only in pleistocene. Presumably, the boreal pine-forests in pleistocene have forced out the forests with Caucasian pine. We may suppose, that the climate becoming warmer during the atlantic time of holocene, the reverse process has begun. The forcing out of the boreal pine went on by means of its absorption by Caucasian pine in the process of introgressive hybridization. The Caucasian pine of the *Pinus sylvestris* type is represented by one species, formed in neogen an characteristic of the Euxint province. The priority name of this species — *Pinus kochiana* Klotzsch.

УДК «715» 576.16 : 582.892 : 581.9 (597.1)

И. В. Грушвицкий, Н. Т. Скворцова

НОВЫЕ ДЛЯ ФЛОРЫ СЕВЕРНОГО ВЬЕТНАМА ВИДЫ РОДА *SCHEFFLERA* FORST. ET FORST. F. ИЗ ПОДСЕКЦИИ *OCTOPHYLLAE* TSENG ET HOO И НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ИХ БИОЛОГИИ

I. V. GRUSHVITZKY, N. T. SKVORTSOVA. NEW FOR THE NORTH VIETNAM FLORA SPECIES OF THE GENUS *SCHEFFLERA* FORST. ET FORST. F. FROM THE SECTION *OCTOPHYLLAE* JSENG ET HOO AND SOME PROBLEMS OF THEIR BIOLOGY

Сообщается о трех новых для флоры ДРВ видах рода *Schefflera* Forst. et Forst. f. (сем. *Araliaceae*), относящихся к одной подсекции рода — subsect. *Octophyllae* Tseng et Hoo. Два из них, *Sch. lociana* Grushv. et N. Skvorts. (пров. Лангшон) и *Sch. alpina* Grushv. et N. Skvorts. (пров. Лаокай), описаны как виды новые для науки, третий — *Sch. polypyrena* Tseng et Hoo, ранее известный только из Китая (пров. Юньнань), впервые найден в ДРВ (пров. Каобанг). В пределах обширной подсекции *Octophyllae* названные таксоны вместе с давно известным вьетнамским видом *Sch. tunkinensis* Viguier составляют обособленную группу со многими общими морфологическими чертами, в частности с «боковым» соцветием. Проведенный анализ показал, что у всех четырех видов соцветие закладывается как терминальное, но при характерных для них крайне медленных темпах формирования соцветия, при свойственном им симподиальном нарастании побега, приобретают боковое положение. При этом на одном побеге одновременно обнаруживаются соцветия на разных фазах формирования. Исследованные виды отличаются по продолжительности периодов внутри- и внепочечного развития соцветия: у *Sch. polypyrena* — крайне длительное внепочечное его формирование, у *Sch. lociana* — длительное как внутри-, так и внепочечное, у *Sch. tunkinensis* — длительное внутрипочечное и быстро протекающее внепочечное развитие соцветий. Описанный выше способ формирования соцветия характеризует изученные виды *Schefflera* как весьма примитивные и древние. Те же черты свойственны представителям древнейшей трибы Аралиевых *Plerandreae* (рр. *Tupidanthus* Hook. f. et Thoms., *Scheffleropsis* Ridl.).

Как было показано авторами в ряде предыдущих статей (Грушвицкий, Скворцова, 1966, 1969а, б, в, 1972а, б, 1973), флора Северного Вьетнама весьма богата представителями самого крупного в сем. *Araliaceae* рода *Schefflera* Forst. et Forst. f. По материалам трех экспедиций одного из авторов (Грушвицкий, 1972), во флоре Демократической Республики Вьетнам было установлено наличие 26 видов этого рода по сравнению с 14 видами, известными до указанных работ.

Новые интересные материалы были собраны И. В. Грушвицким и Н. Н. Арнаутовым при участии вьетнамских специалистов в ходе четвертой экспедиции Грушвицкого в ДРВ, осуществленной в марте 1972 г. Были обследованы новые районы на северо-востоке страны — в провинциях Лангшон и Каобанг. Особенно много интересных находок было сделано в районе перевала Леа, на юге пров. Каобанг. В то же время некоторые гербарные образцы были любезно предоставлены авторам Институтом биологических наук Госкомитета по науке и технике ДРВ, а также вьетнамскими ботаниками Тхай Ван Чином и Фан Ке Локом, за что авторы выражают им искреннюю благодарность.

Обработка этих новых материалов позволила установить ряд новых для науки видов и видов, впервые найденных на территории ДРВ. При этом общее число представителей рода *Schefflera* здесь достигло 30.



Рис. 1. *Schefflera polypyrena* (по экз.: Демократическая Республика Вьетнам, пров. Каобанг, перевал Леа, 20 III 1972, № 286, И. В. Грушвицкий, Н. Н. Арнаутов, Ла Динь Мой, До Гуй Бик и др.).

Ниже приводятся данные о трех новых для флоры ДРВ видах, относящихся к одной подсекции рода — subsect. *Octophyllae* Tseng et Hoo.

Schefflera polypyrena Tseng et Hoo, Acta Phytotax. Sin., add. 1 : 139 (1965).

Тип: Китай, prov. Yunnan, Ping Pien, in open forest, 8 m high, 16 VIII 1953, № 2935, P. Y. Mao (HP).

Экология. В низкогорных и среднегорных тропических лесах на высоте от 300—400 до 1200 м над ур. м. (в ДРВ) и от 800 до 1300 м над ур. м. (в Китае).

Исследованные образцы (specimina examinata). Пров. Каобанг: уезд Донгкхе (Dong khe), пос. Quang Trung, на выс. 300—400 м, 10 X 1967, № 7075, Le Kim Bien; к Ю.-З. от перевала Леа, на выс. около 1000 м, деревцо 7—8 м выс., на крутом (около 35°) облесенном склоне, 19 III 1972, № 263, И. В. Грушвицкий, Н. Н. Арнаутов, Ла Динь Мой, До Гуй Бик и др.; там же, 19 III 1972, № 264, они же; в 3 км от перевала Леа, у дороги, на высоте 1200 м, в редком лесу в ущелье на крутом Ю.-В. склоне, кустарник 12—14 м выс., 20 III 1972, № 286, они же; 4 км к С.-В. от перевала Леа, на высоте около 1150 м, на отвесной скале в долине ручья, пневое возобновление, 21 III 1972, № 300, они же (рис. 1).

Все приведенные образцы хранятся в LE, кроме № 7075 (хранится в Ханое).

Общее распространение: Китай (пров. Юньнань); Северный Вьетнам (пров. Каобанг).

Родство. Авторам не удалось получить типовые гербарные образцы или хотя бы их фотографии из Китая, поэтому вопрос об идентичности обнаруженных вьетнамских растений с *Sch. polypyrena* остается в известной степени открытым. В некоторых деталях отмечается несоответствие описанию. Так, в описании Ху и Тсенга ничего не сказано о своеобразии соцветия (наличие на каждом побеге соцветий в трех фазах развития, не считая цветочной почки) — черта, которую трудно не заметить (правда, возможно, что авторы описания осуществили его по гербарным образцам, собранным только из средней части побега). Лепестков и тычинок, по Ху и Тсенгу, 7—10. У наших образцов число их оказалось, хотя и в пределах этого диапазона, но только на его нижнем пределе, (6) 7 (8). Равным образом спецификой сбора китайских образцов (листья только присоцветные) можно объяснить расхождение в оценке числа листочков в листе (5 — по Ху и Тсенгу, от 5 до 7 — по нашим данным). Верхушка листочков у китайских растений коротко заостренная, у наших образцов — длинно заостренная; основание листочков у первых широко-клиновидное или почти округлое, у вторых — клиновидное. В дальнейшем, при возможности изучения китайского (прежде всего типового) материала, вьетнамские растения могут оказаться новым для науки видом.

Ху и Тсенг (Hoo, Tseng, 1965) справедливо указывают на родство этого вида с более южным (Малайя, Суматра) видом *Sch. singalengensis* Ridley при наличии у последнего таких отличий, как полуэпифитный характер, значительно большие размеры листьев, эллиптическая форма и бумажистость их листочков. Для окончательного суждения о степени этой близости необходимо знакомство с типовым материалом (и Ху и Тсенг, и мы пользовались только описанием). По всей вероятности, имеется также родство с *Sch. tunkinensis* Viguier и двумя новыми описанными здесь видами, занимающими в подсекции *Octophyllae* обособленное положение.

Руминированный эндосперм, характерный, по нашим наблюдениям, для *Sch. polypyrena* (в первоописании Ху и Тсенга эта особенность не указана), вообще говоря, не свойствен роду *Schefflera* за отдельными исключениями (слабо руминированный эндосперм у *Sch. bodinieri* (Levl.) Rehd., по Li, 1942), но весьма характерен для наиболее близкого рода *Brassaiopsis* Decne. et Planch. Эту особенность можно считать чертой древней, присущей предкам обоих родов.

Schefflera lociana Grushv. et N. Skvorts. sp. nov. — Arbuscula sempervirens, non ramosa (?), 2.5—3 m alta, trunco 10—12 cm in diam. in sectione resinoso. Folia 8—10 (12)-foliolata, in coma palmiformi disposita. Stipulae laterali-axillares, inferne cum vagina lata connatae, in parte superiore libera in ligulam triangulariter acuminatam ad 2 cm longam concretae; cicatrix folii late falcata, fasciculis conductoriis 20—25 bi-triseriatis;



Рис. 2. *Schefflera lociana* (по экз.: Демократическая Республика Вьетнам, пров. Лангшон, Чиланг, 26 III 1972, № Р-1619, Фан Ке Лок, тип!).

petiolus ad 65 cm longus, brunneus, sulcatus, glaber; petioluli subaequilongi, 3—5 cm longi, in parte superiore nec non juventute pilis stellatis sparse obtecti; lamina 8.5—12 cm longa, 3.5—4.5 cm lata, coriacea, oblanceolata vel (in plantis juvenilibus) oblongo-obovata, apice rotundata, nervo principali breviter prominente, basi rotundata, interdum vix asymmetrica, supra nitida (siccitate opaca), glabra, subtus opaca, secus nervum principalem et laterales pilis stellatis sparse obtecta, margine integro revoluto, nervo principali robusto subtus manifeste prominente, lateralibus filiformibus supra impressis (12) 16—18-jugis, tertiariis et ordinum sequentium

(intermediis exceptis) indistinctis. Inflorescentia lateralis, initiatione apicali, evolutione intra- et extra-gemmali longiqua, complexa, inflorescentiis partialibus 5 ex umbellis formatis.[1] Gemmae florales magnae, 2—4.5 cm longae, 1.5—2.5 cm latae, lignosae, squamis externis lignosis navicularibus 3 cm longis, 2.8 cm latis, apiculatis, apiculo longe (ad dimidiam longitudinem) prominente, acuto. Inflorescentiae axis brevissimus, 1.5 cm longus; rami (in alabastro) ad 10 cm longi, recti, in fructibus vix geniculati, umbellas (7) 8—9 (10) in nodo singulas raro binas apice tres gerentes; pedunculi in alabastris 0—0.5 cm longi, in fructibus 2—4 cm longi. Bracteae patentes, lignosae, naviculares, obtusae, basi rami dispositae 2.2 cm longae, sursum diminutae, apice 0.8—1.2 cm longae. Umbellae in alabastris 0.6 cm in diam., in fructibus ad 2 cm in diam., alabastris 50 et pluribus. Calyx indistinctus, valliculiformis. Petala 5—6, carnosa. Stamina 6. Ovarium inferum sexloculare. Columella dilatata, mortariiformis. Pedicelli fructiferi ca 0.6 cm longi, pilis stellatis dense obtecti. Fructus ovoideus, hexagonus, sexlocularis, 5.5 mm longus, 5 mm latus, ad calycem irregulariter pilosus, parte quarta

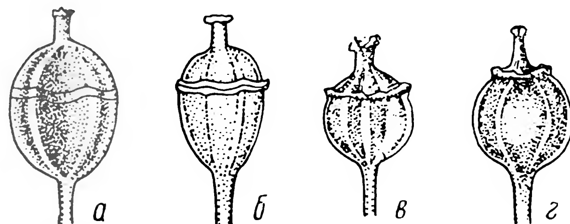


Рис. 3. Плоды видов рода *Schefflera*.

а — *Sch. tunkinensis*, *б* — *Sch. lociana*, *в* — *Sch. polypyrena*, *г* — *Sch. alpina*.

superiore zonula opaca notatus. Columella 1.5 mm longa, sulcata, stigmatibus sexlobatis infundibuliformibus bene distinctis. (Fig. 2).

Typus: Viet-Nam borealis, prov. Langson, Chilang, arbuscula 2.5—3 m alta, trunco 10—12 cm in diam., in monte calcareo, 100—150 m, 26 III 1972, № P-1619, Phan Ke Loc (LE! isotypus Hanoi!).

Affinitas. A speciebus affinibus *Sch. tunkinensi* Viguier et *Sch. alpina* Grushv. et N. Skvorts. organis vegetativis et gemmis floralibus sat robustis, foliis forma et pubescentia alienis, nervis lateralibus plurijugis necnon forma et dimensionibus fructus sat bene differt (fig. 3). Species in honorem cl. Phan Ke Loc florae ac copiarum vegetabilium Viet-Nam borealis peritissimi denominata est.

Паратип (paratypus): Сев. Вьетнам, пров. Лангшон, Чиланг, 14 VI 1971, № ТТН 71 $Д_2$-12, Фан Ке Лок (LE! Ханой!).

Schefflera alpina Grushv. et N. Skvorts. sp. nov. — Frutex sempervirens (?). Folia 9-foliolata, petiolo ca 25 cm longo, brunneo, sulcato, glabro, petiolulis subaequilongis, 2.3—3.2 cm longis, lamina coriacea, elliptica, 8.5—12 cm longa, 3.5—4.5 cm lata, late cuneata, apice longe acuminata (acumine caudato, ad 1.7 cm longo), supra nitida, glabra, subtus pallidiore, opaca, pilis parvis stellatis regulariter obtecta, margine integro, revoluto, superne uni-bidenticulato, nervo principali robusto, subtus manifeste prominente, lateralibus filiformibus, supra impressis, 10—11-jugis, tertiariis supra tantum distinctis, impressis. Inflorescentia (secus specimen incompletum) ut videtur lateralis, initiatione apicali, ramo geniculato, ca 20 cm longo, umbellas ca 10 alternatim vel interdum opposite dispositas gerente, apice umbellis duabus praedito, umbellarum pedunculis 1.5—2 cm longis, inferioribus articulatis, bracteolis duabus parvis 4.5 cm longis ad nodum praeditis. Bracteae patentes, coriaceae, basi naviculares, in dimidio supe-

[1] In hoc opusculo a denotatione inflorescentiae *Schefflerae* et aliarum *Araliacearum* vel uti paniculae, in omnibus operibus floristicis accepta nostraque sententia nimirum simplici, recedimus et secundum rationes recentiores, explicationibus cl. Z. Artjushenko usi, hanc determinare tentamur.

riore subulatae, in parte rami inferiore 1.4 cm longae, sursum diminutae, ad 0.5 cm longae (in parte superiore). Umbellae fructiferae 2.5 cm in diam., fructibus 13—15, pedicellis fructiferis ca 0.6 cm longis, ut partes aliae inflorescentiae pilis stellatis plus minusve dense obtectis. Bracteolae parvae, ca 1 mm longae, triangulares, pubescentes, in fructibus persistentes. Fructus globosus, pentagonus, quinquelocularis, 4 mm in diam., usque ad partem superiorem pilosus. Calyx fructificatione persistens, undulatus, e sepalis 10 formatus. Vestigia staminum delapsorum 10. Filamenta, in parte infe-



Рис. 4. *Schefflera alpina* (по экз.: Демократическая Республика Вьетнам, пров. Лаокай, в высокогорном лесу по дороге к вершине горы Фансипан, 2700—2800 м, 20 XII 1964, № 6053, Дан Нгок Лян (Ханой, Институт биологических наук, тип!).

riore ut videtur taeniiformes. Columella recta, 1.5—2 mm longa, ad apicem conoideo-angustata, stigmate late quinquelobato. (Fig. 4).

T y p u s: Viet-Nam borealis, prov. Lao Cai, in silva altimontana, secus viam ad cacumen montis Phansipan ducentem, 2700—2800 m s. m. 20 XII 1964, № 6053, Dang Ngoc Lan (Hanoi!).

A f f i n i t a s. Species *Sch. tunkinensi* Viguier et *Sch. locianae* Grushv. et N. Skvorts. maxime affinis, a quibus tamen foliolis ellipticis, apice sat longe caudatis, sparse denticulatis, subtus pilis parvis stellatis regulariter obtectis, necnon fructu globoso quinqueloculari et calyce persistente e sepalis 10 formato differt.

Характер соцветий у видов из родства *Schefflera tunkinensis* (кроме этого вида еще у *Sch. polypyrena*, *Sch. lociana* и *Sch. alpina*) заслуживает более подробного освещения.

У *Schefflera polypyrena* обнаружен очень своеобразный характер формирования соцветия, а именно трехлетний цикл его внепочечного развития. При этом на одном побеге на протяжении трех (очевидно, годичных) приростов можно одновременно видеть соцветие в различных фазах его развития (рис. 5, *А*). Нижеследующее описание относится к периоду весеннего (в конце марта) отрастания побегов, когда растения наблюдались нами в природе и когда был собран гербарный материал.



Рис. 5. Схема расположения цветочных почек и соцветий на побегах *Schefflera polypyrena* (*А*) и *Sch. lociana* (*Б*).

Соцветие на 1-й фазе внепочечного развития всегда располагается на верхушках побегов предыдущего года, являясь их продолжением; оно имеет зачаточный характер и состоит из короткой главной оси с зачаточными боковыми ветвями, скрытыми в пазухах широкотреугольных брактей. И по своей структуре, и по общей длине соцветия на разных наблюдавшихся растениях и на различных ветвях одной особи были совершенно однотипными; их длина в подавляющем большинстве случаев была около 3 см, несмотря на резко различную степень отрастания побегов этого года (от набухшей почки до побега 12 см дл.). Проведенный анализ развиваю-

щегося молодого побега показал, что выше 6—8 зачатков листьев терминально располагается уже сформировавшаяся цветочная почка, представленная короткой осью соцветия со сближенными чешуйками на ней. Наше заключение о терминальном характере заложения соцветия у *Sch. polypyrena* подтверждается еще и тем, что место отхождения нового побега всегда ниже основания соцветия 1-го года внепочечного развития. Еще более отчетливо пазушный характер ростовых побегов выявляется на участке соцветий 2-го и 3-го годов развития, где более низко расположенное основание побегов выдается отчетливым рубцом от опавшей чешуйки, в пазухе которой началось формирование побега.

Соцветие на 2-й фазе внепочечного развития расположено почти в основании побега прошедшего года. В одних случаях имеется лишь этот один длинный (до 30 см) замещающий побег с 6 развитыми листьями, продолжающий ось, как это видно на рис. 5, *А*; в других случаях несколько ниже, за счет пробуждения нижележащей пазушной почки, сформирован второй листоносный побег, в последнем случае ниже соцветия оказывается «вильчатое» разветвление. Верхняя ветвь более мощная и длинная (12—18, реже до 30 см дл.), нижняя более тонкая и короткая (5—10, реже до 25 см дл.). При этом соцветие оказывается несколько «смещенным» выше разветвления на замещающую ветвь. И в том и в другом случаях соцветие сохраняет вертикальное или близкое к таковому положение, хотя внешне и представляется типично боковым, имеет общую длину от 7 до 14 см. На его главной оси в ее нижней половине располагается 4—5 широких ладьевидных брактей, в верхней — 6—7 боковых ветвей от 1.5 до 3.5 см дл. На боковых ветвях в пазухах брактей скрыты зачаточные зонтики.

Соцветие на 3-й фазе внепочечного развития расположено также почти в основании замещающего побега, имеющего уже двухлетний возраст (его длина 23 см), ниже в ряде случаев также имеется вторая ветвь, образующая с первой подобие вильчатого разветвления. Теперь ось соцветия, выросшего и отягощенного зрелыми плодами, направленная в нижней части почти вертикально, изгибается и все соцветие становится еще более похожим на боковое. Общая длина его на этой заключительной фазе внепочечного развития — до 20 см и более. За прошедший год развились длинные ножки зонтиков (их длина 2—3 см), а также цветоножки (позднее плодоножки). В момент наблюдения (в марте) имело место завершение фазы опадения плодов.

Таким образом, можно прийти к заключению, что у исследованного вида соцветие закладывается как терминальное. Внутрипочечное развитие его занимает около года, внепочечное оказывается чрезвычайно продолжительным, занимая, по-видимому, около 3 лет. При характерном здесь типично симподиальном (часто псевдодихотомическом) ветвлении побега соцветие сохраняет свое даже внешне-морфологически выраженное терминальное положение (рис. 5, *А*).

У второго вида — *Schefflera lociana* (рис. 5, *Б*) при наличии многих общих черт в развитии соцветия с таковым у *Sch. polypyrena* имеются и существенные отличия. Здесь по длине побега (на март, когда были собраны гербарные образцы) снизу вверх можно видеть соцветие в состоянии плодоношения, соцветие с нераспустившимися зонтиками на ножках, соцветие с сидячими нераспустившимися зонтиками и, наконец, от трех до четырех крупных деревянистых цветочных почек. Ниже приводим краткую характеристику этих структур.

Самая верхняя почка, типично терминальная по положению, имеет около 2 см дл. и 1 см шир., сплюснута с боков, состоит из 7 замещающих почечные чешуи недоразвитых листьев. Два нижних листа, обнимающие всю почку, представлены сформированными и одревесневшими влагалищами с приросшими к ним латерально-аксиллярными прилистниками, а также зачатком листа из короткого (0.5 см дл.) черешка и сидячих (черешочков еще нет) листочков такой же длины. Остальные пять зачатков листьев значительно мельче первых (постепенно мельчают к верхушке

побега) и не обнаруживают одревеснения. На верхушке этого укороченного побега имеется зачаток цветочной почки (в 1-й фазе ее развития) с широким конусом нарастания, окруженным шестью бугорками — зачатками ветвей соцветия.

Цветочная почка на 2-й фазе развития располагается на 2—3 см ниже предыдущей (на отрезке побега между ними 5 развитых листьев), около 3 см дл. и 1.2 см шир., также плоская, с прочно прилегающими друг к другу двумя крупными деревянистыми чешуями — нижними брактеями соцветия. Почти вровень с этими чешуями из почки выступают еще три брактеи, в основании которых располагаются еще слабо развитые короткие (около 3 мм дл.) ветви соцветия со сближенно расположенными на них 8 зачаточными зонтиками в пазухах, намного превышающих их брактей. Данная почка внешне выглядит как боковая. Между тем она остается терминальной по происхождению и лишь сдвинутой в боковое положение побегом, развившимся из нижележащей пазушной почки. Обычно под этой и нижележащими цветочными почками, также занимающими боковое положение, обнаруживается еще одна полуразвившаяся вегетативная почка, которая при свойственном данному виду отсутствии ветвления дальше не развивается.

Цветочная почка на 3-й фазе развития находится на 8 см ниже предыдущей (между ними 4 развитых листа и 7 рубцов). Она резко отличается от последней своей шириной (4 см) и внешним видом при той же длине. Две базальные чешуи в основании соцветия в это время уже опали, и почка сформирована растопыренным образованием пучков деревянистых брактей, расположенных сближенно по спирали и соответствующих развивающимся ветвям соцветия. Каждая ветвь — в пазухе наиболее крупной (3 см дл.) базальной брактеи и несет до 12 чешуй, в пазухах которых расположено по одному сидячему зонтику. На этой стадии преобладающее развитие в зонтиках имеют брактеоли.

Отнесение нами данной почки к периоду внутрипочечного развития соцветия, как видно из вышеизложенного, условно, поскольку она сохраняет лишь внешний вид почки, на самом деле представляя начавшее развертываться соцветие. |

Соцветие на 1-й фазе внепочечного развития.

Ветви соцветия (обычно их 5) кажутся расходящимися от одной точки на вершине очень короткой главной оси. Однако крупные деревянистые брактеи, в пазухах которых они развились, показывают явно очередное (хотя и сближенное) их расположение. Длина ветвей 5—6 см. Зонтиконосная часть ветви, еще не выросшая, не превышает 2.5 см дл.; зонтики в пазухах брактей, в виде шаровидных головок около 0.5 см в диам., сидячие и тесно сближенные.

Соцветие во 2-й фазе внепочечного развития. Длина ветвей соцветия 10 см; в нижней их части (до 1-го зонтика) удлинение почти не произошло, зонтиконосная часть удлинилась более чем в 2 раза (ее длина около 6 см). Зонтики на ней теперь расставленные и почти все (кроме 2—3 верхних) на более или менее длинных ножках. Зонтики по-прежнему имеют вид плотных шаровидных головок несколько большего диаметра (0.7—0.8 см).

Соцветие на 3-й фазе внепочечного развития. Среди полученных гербарных образцов оно представлено уже опавшими ветвями с редкими зонтиками. На фотографии, любезно переданной нам Фан Ке Локом (снято в природе 26 марта, в день сбора гербария), оно представлено оголенными ветвями с опавшими в большинстве случаев зонтиками с вполне зрелыми плодами; у сохранившихся зонтиков можно видеть сформированные длинные плодоножки (выросшие цветоножки при плодах), большая часть которых в марте уже опала (рис. 5, *б*).

Таким образом, судя по положению на побеге всех названных выше образований, на границах годового (?) прироста, на расстоянии в 6—10 см друг от друга, а также судя по коленчатой изогнутости оси побега в каждой точке нахождения цветочных почек и распускающихся и распустившихся соцветий, эти структуры представляют 6 (или 7) последователь-

ных фаз формирования соцветия (рис. 5, *б*). При этом 3 (4) цветочные почки, по-видимому, соответствуют 2—3-летнему циклу внутрипочечного формирования и 3 нижнерасположенные соцветия, находящиеся на разных фазах, — 3-летнему циклу внепочечного развития соцветия.

У ранее известного в ДРВ вида — *Schefflera tunkinensis* Viguier (улучшенное описание см. Грушвицкий и Скворцова, 1969б) при наличии та-



Рис. 6. *Schefflera tunkinensis* (по экз.: Демократическая Республика Вьетнам, пров. Намха, 6 I 1970, № 218, И. В. Грушвицкий, Н. Н. Арнаутов, Фам Ван Нгуен, Фан Ке Лок, Нгуен Кван Хао).

кого же, как у *Sch. lociana*, типа соцветия и похожих, хотя и значительно более мелких, деревянистых цветочных почек, имеются различия по темпам развития соцветия. Ниже терминальной почки на расстоянии от 3.5 до 4.5 см располагаются еще 2 цветочные почки, по своей структуре похожие на 3-ю почку у *Sch. lociana* (почки «раскрывшиеся», с выступающими «частными почками» 4—5 ветвей соцветия). Еще ниже (в 5 см от нижней, 3-й почки) на гербарном образце, собранном в январе, имеется пол-

ностью развернувшееся боковое соцветие в фазе завершения опадения зрелых плодов (рис. 6). Таким образом, в этом случае внепочечное развитие соцветия проходит значительно быстрее.

Проведенный анализ выявил совершенно уникальный по медленным темпам характер формирования соцветия у исследованных видов рода *Schefflera*. Насколько известно авторам, аналогичный ход развития соцветия отмечен только у новогвинейского представителя сем. *Araliaceae* *Peekeliopanax spectabilis* Harms, описанный в интересном обзоре Филипсона (Philipson, 1970). При этом для *Sch. polypyrena* характерно крайне длительное внепочечное формирование соцветия, для *Sch. lociana* крайне длительное как внепочечное, так и внутрипочечное его развитие, наконец, для *Sch. tunkinensis* — длительное внутрипочечное и быстро протекающее внепочечное развитие соцветия. Однако во всех случаях этого длительного процесса формирования апикальное по заложению соцветие уже на раннем этапе становится боковым.

У ряда других исследованных видов подсекции *Octophyllae* (*Sch. pes-avis* Viguier, *Sch. nitidifolia* — см. Грушвицкий и др., 1971), так же как у представителей других подсекций рода, терминальное по заложению соцветие при быстро протекающих процессах внутри- и внепочечного формирования остается терминальным до полного плодоношения, диссеминации и отмирания в первый же год.

Таким образом, можно прийти к заключению об едином в принципе характере формирования соцветия у видов рода *Schefflera* (возможно, и в сем. *Araliaceae* в целом). По заложению соцветие всегда терминальное, но в зависимости от темпов внутри- и внепочечного развития у разных представителей к моменту цветения и плодоношения оно может приобретать боковое положение или оставаться терминальным.

Необычайно медленные темпы развития соцветия у исследованных видов рода *Schefflera* из родства *Sch. tunkinensis* свидетельствуют, очевидно, об их большой древности. Это подтверждается совершенно аналогичным (как у *Sch. lociana*) формированием боковых соцветий у изученных нами представителей древнейшей трибы аралиевых — *Plerandreae*, а именно, у *Schefferopsis hemiepiphytica* Grushv. et N. Skvorts. (Грушвицкий и Скворцова, 1973), а также у монотипного рода *Tupidanthus* (*T. calyptratus* Hook. f. et Thoms.), характеризующихся также боковым соцветием и деревянистыми цветочными почками. Можно думать, что исследованная группа видов рода *Schefflera* представляет собою замечательное переходное звено от древнейшей трибы аралиевых *Plerandreae* к трибе *Scheffléreae*, центральным родом которой является род *Schefflera*.

ЛИТЕРАТУРА

Грушвицкий И. В. (1972). Три поездки в Демократическую Республику Вьетнам. Бот. ж., 57, 5 : 569—582. — Грушвицкий И. В., Н. Т. Скворцова. (1966). Два новых вида *Schefflera* Forst. et Forst. f. из Демократической Республики Вьетнам. Бот. ж., 51, 12 : 1709—1718. — Грушвицкий И. В., Н. Т. Скворцова. (1969а). Новая подсекция *Glummea* Grushv. et N. Skvorts. в роде *Schefflera* и ее новые и малоизвестные виды. Бот. ж., 54, 1 : 84—97. — Грушвицкий И. В., Н. Т. Скворцова. (1969б). Об одном вьетнамском виде рода *Schefflera* Forst. et Forst. f. (*Araliaceae*). Нов. сист. высш. раст., 6 : 177—181. — (Грушвицкий И. В., Н. Т. Скворцова). Grushvitzky I. V., N. T. Skvortsova. (1969b). Les espèces du genre *Schefflera* Forst. et Forst. f. (*Araliaceae*) en République Démocratique du Viêt-Nam. Adansonia, ser. 2, 9, 3 : 369—387. — Грушвицкий И. В., Н. Т. Скворцова. (1972а). К систематике рода *Schefflera* Forst. et Forst. f. (*Araliaceae*) во флоре Северного Вьетнама. Нов. сист. высш. раст., 9 : 223—232. — Грушвицкий И. В., Н. Т. Скворцова. (1972б). Новые и малоизвестные виды сем. *Araliaceae* из провинции Хоабинь Северного Вьетнама. Нов. сист. высш. раст., 9 : 233—243. — Грушвицкий И. В., Н. Т. Скворцова. (1973). Критические заметки о некоторых видах рода *Schefflera* Forst. et Forst. f. Сев. Вьетнама и Юго-Зап. Китая. Нов. сист. высш. раст., 10 : 211—217. — Грушвицкий И. В., Н. Т. Скворцова, Л. В. Глинина, Р. И. Высоцкая. (1971). Анатомические критерии для разграничения близкородственных видов рода *Schefflera* Forst. et Forst. f. (*Araliaceae*). Бот. ж., 56, 10 : 1511—1516. — Hoo Gin, Chang-Jiang Tseng. (1965). Contributions to the *Araliaceae* of China. Acta Phytotaxon. Sin. add. 1 : 129—175. — Li Hui-Lin. (1942). The *Araliaceae* of

China. Sargentia, 2 : 18—21. — P h i l i p s o n W. R. (1970). Constant and variable features of the *Araliaceae*. New Research in Plant Anatomy. Bot. J. Linn. Soc., 63, Suppl. 1.

Химико-фармацевтический институт
и
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 7 II 1975.

SUMMARY

Three species of the genus *Schefflera* Forst. et Forst. f., new for the flora of North Vietnam are presented, which form, together with the species of the same genus — *Sch. tunkinensis*, earlier known in Vietnam, a specialized group wihtin the subsection *Octophyllae*. The extremely slow formation of inflorescence is pointed out, in particular, as their common peculiarity. During this process the inflorescence, terminal in its origin, becomes lateral, and inflorescences at different phases of their formation can be observed on one and the same shoot. The species studied differ in ratios of durations of intra- and extrabud development. The archaity of such way of inflorescence formation, also characteristic of the studied representatives of the most ancient tribe of *Araliaceae* — *Plerandreae* is stressed.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК «715»576.16 : 582.998

С. Ю. Липшиц

НОВЫЙ ВИД РОДА *SAUSSUREA* ИЗ АФГАНИСТАНА

S. LIPSCHITZ. GENERIS *SAUSSUREA* SPECIES NOVA EX AFGHANIA

Saussurea afghana Lipschitz sp. nova. [Sect. Elatae Hook. f. (emend. Kitamura) subgeneris *Saussurea*]. — *Saussurea chitralica* subsp. *remotiloba* (Bornm.) Lipsch., 1964, Novit. System. Plant. Vascul., 1964 : 338 et *S. chitralica* var. *pannosa* (Bornm.) Lipsch. l. c. — *Jurinea amplifolia* Bornm., 1938, Feddes Repert. Beih. 108, 1 : 55 p. p. et β *pannosa* Bornm. l. c. — *Saussurea amplifolia* (Bornm.) Rechinger f., 1955, Det. Kong. Danske Videnskab. Selskab. Biol. Skrift. 8, 2 : 170—172 in observ. p. p.; Kitamura, 1960, Fl. Afghan.: 438—439 p. p. — *Saussurea hypoleuca* auct. non Spreng.: Aitchison, 1881, J. Linn. Soc. Bot. 18 : 71, №№ 319, 888, 913 p. p. — Conf.: Tabula nostra.

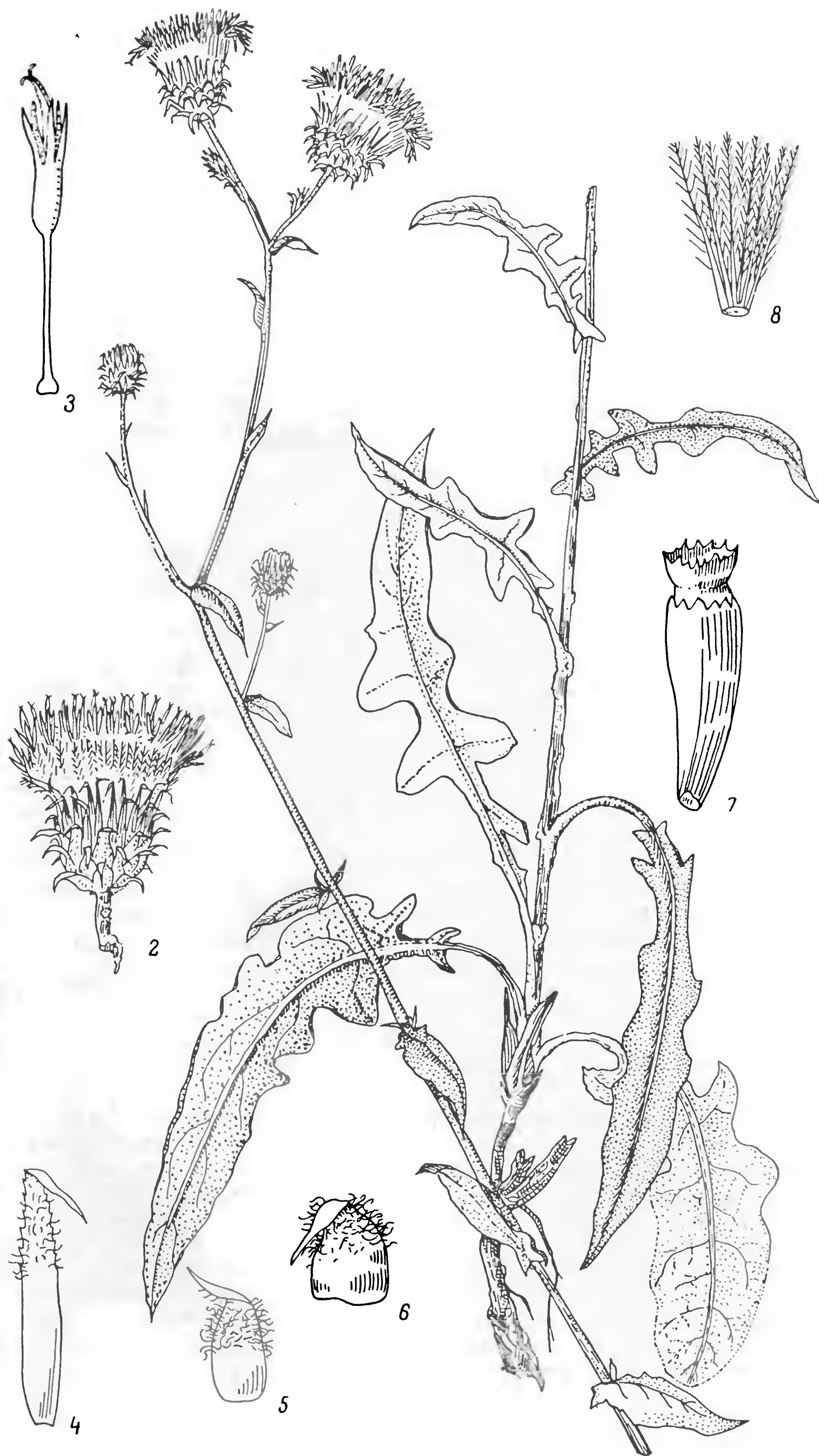
Caules elati 50—60 cm et ultra alti, interdum breviores, tenuiter araneosi demum ob pubescentiam plus minusve detersibilem glabrescentes, laxe corymboso-ramosi. Folia remota bicoloria supra viridia, setulis minutis scabridulis instructa, subtus niveo-pannosa vel subvelutina, nervo medio valde prominente, omnia non vel vix amplexicaulia, apicem versus deminuta; radicalia et caulina inferiora ambitu late oblongo-lanceolata in petiolum longum attenuata 10—12 cm usque longa (petiolo incluso) et 1.5—2.5 cm lata; saepe autem minora in parte inferiore repando-lobata, lobis utrinque 1—2 (3) petiolum versus reflexis oblongis apice obtusis, lobo terminali maximo; folia caulina media nunc incisa vel brevissime lobata nunc integerrima, omnia sessilia. Calathidia globosa (florifera ca. 0.8—1.2 cm in diam.) remota, ad apicem ramorum solitaria; alabastra globosa ob involucri phyllorum apices valde spinulosa. Involucri phylla lanuginosa, multiserialia dense imbricata, exteriora et media ovata vel subtriangulata, interiora lineari-lanceolata, omnia acuminata, margine plus minusve ciliolata, apicem versus spinulosa, spinulis perspicue reflexis. Receptaculum densissime paleaceum, paleis linearibus achenia superantibus. Flos in sicco roseus, partibus angusta ac inflata subaequilongis. Achenia tetragona matura nigra glabra apice vix constricta et hic dentato-coronulata. Pappus niveo-albus mollis uniserialis, setis plumosis.

Species nostra *Saussureae heteromallae* (D. Don) Hand.-Mazz. et *S. chitralicae* Duthie affinis, sed a priore involucri phyllorum ac acheniorum charactere, a posteriore autem foliis non vel vix amplexicaulibus nec non calathidii acheniorumque structura optime distinctissima.

T y p u s: «Afghanistan. Jaji, Cedrus forest above Kotgai, N-exposed slopes, 2500 m, 17 VIII 1967, № 1669, H. Freitag» (LE).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 20 III 1975.



Saussurea afghana Lipsch.

1 — habitus; *2* — calathidium, ×3; *3* — flos, ×4; *4* — involucri phyllum interius, ×5; *5* — involucri phyllum medius, ×5; *6* — involucri phyllum exterius, ×5; *7* — achenium, ×10; *8* — pappus, ×4.

СООБЩЕНИЯ

УДК 551.52+631.436 : 581.17 : 612.63 : 582.766.5 : 581.142

Х. А. Алексеева

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА УЛЬТРАСТРУКТУРУ КЛЕТОК ЗАРОДЫША *EUONYMUS EUROPAEA* L. В ПРОЦЕССЕ СТРАТИФИКАЦИИ И ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН

H. A. ALEKSEEVA. EFFECT OF TEMPERATURE ON THE ULTRASTRUCTURE OF EMBRYO CELLS OF *EUONYMUS EUROPAEA* L. DURING STRATIFICATION AND GERMINATION OF SEEDS

Проводилось электронномикроскопическое исследование структуры зародышей бересклета при разных температурах стратификации семян, имеющих глубокий морфофизиологический покой. Показано, что теплая стратификация ускоряет, а холодная — тормозит изменения в белковых и липидных телах, связанные с мобилизацией запасных веществ. Эти изменения продвигаются от клеток корневого апекса к основанию гипокотиля. Использование части запасных веществ в процессе доразвития зародыша в тепле и появление определенных структурных изменений — новообразование и пролиферация клеточных органелл являются необходимым условием для прохождения семенами последующего этапа холодной стратификации. Длительная теплая стратификация не влияет на структуру клеток зародышей, а длительная холодная — приводит к накоплению гранул осмиофильного вещества на плазмалемме в клетках апекса. В семенах, не успевших завершить доразвитие зародыша в тепле, этот процесс продолжается после переноса на холод. Увеличение размера ядрышек начинается в них в течение теплой стратификации и достигает максимальной величины на холоде. Действие одного холода, а также холода после предварительной теплой стратификации вызывает образование цистерн агранулярного эндоплазматического ретикулума.

Семена многих видов растений неспособны к прорастанию, несмотря на благоприятные условия. В связи с этим вопросы биологии, физиологии и биохимии покоя семян давно привлекают внимание исследователей. В этом направлении весомый вклад сделан сотрудниками Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Николаева, 1967, 1974; Полякова, 1973; Петрова, 1974, и мн. др.). Ультраструктурный же аспект в отношении покоя семян и условий, нарушающих его, мало освещен. Здесь нам известны лишь исследования Вильерса (Villiers, 1967, 1968, 1971, 1972а, б, в) по *Fraxinus excelsior* L.

Настоящая работа является продолжением проводимого нами исследования по влиянию температуры и гормонов на ультраструктуру зародышей *Euonymus europaea* L. в процессе стратификации и прорастания семян. Напомним, что семена бересклета этого вида характеризуются глубоким морфофизиологическим покоем, из которого они выходят под влиянием стратификации в течение 2—3 мес. в тепле (при 9—15°) и 3—5 мес. на холоде (при 0—5°). Во время теплой стратификации идет процесс доразвития зародыша (Лодкина, 1966). Этот процесс сопровождается активными клеточными делениями с образованием комплексов клеток, растяжение которых происходит уже после переноса семян на холод. Во время холодной стратификации устраняется физиологический механизм торможения прорастания.

В нашей предыдущей работе (Алексеева, 1975) было показано, что клетки гипокотиля сухих семян бересклета заполнены белковыми и липидными телами. Митохондрии и эндоплазматический ретикулум малочисленны и слабо развиты. Аппарат Гольджи, микротела и полисомы отсутствуют.

Уже через 70 час. набухания семян в тепле наблюдаются изменения в белковых телах: матрикс их фрагментируется. Постепенное превращение белковых тел в прозрачные вакуоли, связанное с мобилизацией запасных белков, начинается в клетках корневого апекса и продвигается вверх к основанию гипокотиля. В течение 10 дней набухания никаких других изменений в тонкой структуре клеток гипокотиля не обнаруживается.

Целью настоящей работы является изучение изменений ультраструктуры клеток зародышей бересклета при стратификации семян в условиях разных температур.

Методика

В 1972 и 1974 гг. были поставлены два аналогичных опыта со свежесобранными семенами бересклета (сбор в районе г. Риги) по схеме: нормальная (2 мес. при 9—10°, затем 4 мес. при 0—3°), длительная теплая (6 мес. при 9—10°) и длительная холодная (6 мес. при 0—3°) стратификация. Семена стратифицировались на влажной фильтровальной бумаге в чашках Петри (по 50 шт. в каждой). Через 2 и 6 мес. соответствующей стратификации у семян удалялся эндосперм и проводилась фиксация изолированных зародышей для электронной микроскопии. Методика фиксации, заливки материала и приготовления ультратонких срезов описаны ранее (Алексеева, 1975). Следует отметить, что фиксация материала сопровождалась биологическими наблюдениями за ходом «открывания» семян (увеличения объема эндосперма и растрескивания семенной кожуры) и их прорастания в опытах (Николаева и др., 1973), а также строгим учетом морфологического состояния каждого семени.

В электронном микроскопе исследовались три зоны гипокотиля зародыша: клетки коровой паренхимы верхней (основание гипокотиля) и средней части и клетки корневого апекса.

Данные по изменению размера ядрышек в процессе стратификации получены путем измерения диаметра этих структур на многочисленных микрофотографиях, сделанных при одном увеличении.

Результаты

2 мес. теплой стратификации. В конце теплой стратификации происходит характерное «открывание» основной части семян этого варианта (60—70%). Без дальнейшего выноса на холод они могут находиться открытыми в течение нескольких лет, не прорастая и не теряя жизнеспособности. Из-за разнокачественности партии семян некоторая часть их (15—25%) остается еще в закрытом состоянии.

Ультраструктура клеток трех исследованных зон открытых семян, а также клеток апекса и средней части гипокотиля закрытых семян в основном сходна; они лишены центральной вакуоли и имеют слабую четкость клеточных мембран. Бóльшую часть среза клеток занимает электронно-плотная гиалоплазма, объем которой резко увеличен (за счет белковых и липидных тел) (табл. I, *1*, см. вклейку) по сравнению с сухими семенами (исходный материал). Число монорибосом и мембранных элементов также сильно увеличено (табл. I, *2*). Плазмалемма плотно прижата к клеточной оболочке (табл. I, *1*, *2*), в которой имеются плазмодесмы.

Вместо типичных белковых тел, характерных для сухих семян, в цитоплазме обнаруживаются мелкие вакуолеподобные структуры извилистой формы, содержащие иногда накрутки мембран (табл. I, *3*) или остатки частично растворенного глобоида (табл. I, *4*). Число и размер таких структур в клетках основания гипокотиля открытых семян несколько больше (1—8 на срез клетки) по сравнению со средней зоной как открытых, так и закрытых семян, и очень редко они встречаются в зоне корневого апекса.

Липидные тела распределяются диффузно по клетке, образуя иногда локальные скопления в периферической ее части. У основания гипокотиля открытых семян они часто располагаются еще вдоль клеточной оболочки (табл. I, *5*). Возможно, что идет слияние их между собой, однако очень

крупные липидные тела не обнаруживаются. Во всех зонах гипокотиля число и размер их уменьшены по сравнению с сухими семенами, особенно в клетках корневого апекса и средней зоны. Электроннопрозрачные участки в этих структурах, описанные для сухих семян, не выявляются. В отличие от белковых тел исчезновение липидных идет без образования вакуолей и сопровождается появлением крахмальных зерен в пластидах. Мобилизация содержимого липидных тел, как и в случае с семядолями тыквы (Хохлова, 1973), происходит, по-видимому, главным образом с помощью локализованных в них ферментов и цитоплазматических тяжей, которые обнаруживаются по периферии этих структур, и в меньшей степени — с участием микротел (глиоксисом), появление которых наблюдается в течение теплой стратификации.

Микротела очень малочисленны (1—3 на срез клетки), мембраны их неконтрастны. Матрикс гомогенный мелкозернистый. В электронноплотной гиалоплазме микротела удается идентифицировать только после перманганатной фиксации (табл. I, *2*). Чаще они располагаются около пластид, контактов с липидными телами не отмечается.

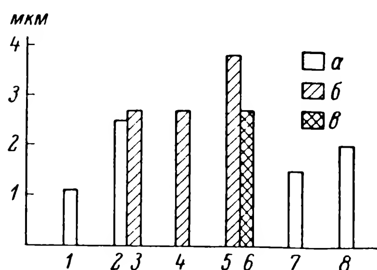


Рис. 7. Изменение размера ядрышек в процессе стратификации и прорастания семян бересклета (мкм).

1 — сухие семена; *2*, *3* — 2 мес. при 9—10°; *4* — 6 мес. при 9—10°; *5*, *6* — 2 мес. при 9—10°; затем 4 мес. при 0—3°; *7* — 2 мес. при 0—3°; *8* — 6 мес. при 0—3°; *а* — закрытые, *б* — открытые, *в* — проросшие семена.

Пластиды имеют извилистый контур; строма пластид такая же плотная, как и окружающая их гиалоплазма; она содержит малочисленные ламеллы и несколько мелких осмиофильных глобул. Крахмальные зерна в пластидах довольно крупные (табл. I, *5*), их насчитывается от 1 до 5 на органеллу. Часто встречаются крахмальные зерна сложной структуры, заполняющие почти всю строму. По мере уменьшения числа и размера липидных тел увеличиваются число и размер крахмальных зерен в пластидах.

Структура митохондрий развита слабо. В плотном матриксе с трудом выявляются узкие короткие и редкие кристы (табл. I, *2*). Число митохондрий и пластид увеличено по сравнению с сухими семенами.

Ядро имеет в основном такую же структуру, как и в сухих семенах (табл. I, *2*). Ядрышко довольно компактное. В отличие от сухих семян в нем четко выявляются фибриллярная и гранулярная зоны. Часто в этих зонах, а также на их границе видны электроннопрозрачные участки (табл. II, *6*, см. вклейку). Размер ядрышка и его гранулярной зоны увеличивается к концу периода теплой стратификации (рис. 7, см. в тексте).

Гранулярный эндоплазматический ретикулум развит относительно слабо. Одиночные короткие, значительно реже длинные цистерны его обнаруживаются чаще у плазмалеммы и ядерной оболочки. Цистерны агранулярного типа не выявляются, хотя их присутствие отмечалось нами для сухих семян. В конце стратификации появляются диктиосомы; они не обнаруживают признаков высокой активности. Полисомные агрегаты отсутствуют.

Ультраструктура клеток коровой паренхимы верхней части гипокотиля закрытых семян отличается от структуры клеток вышеуказанных зон открытых и закрытых семян; она имеет некоторое сходство с тонкой структурой клеток этой же зоны после 10 дней набухания семян (Алексеева, 1975). Здесь основную часть среза клеток занимают многочисленные липидные и белковые тела (табл. II, *8*), состояние которых указывает на начало мобилизации запасных веществ. Липидные тела имеют характерное расположение: вдоль клеточной оболочки и вокруг белковых тел. Другие клеточные органеллы малочисленные, слабо развиты или вовсе отсутствуют, как и в сухих семенах.

Длительная теплая стратификация. Ультраструктура клеток гипокотиля открытых семян после 6 мес. теплой стратификации (закрытых к этому времени уже нет) сходна со структурой клеток таких же семян после 2 мес. тепла. Однако в клетках средней и верхней частей гипокотиля зародышей наблюдается очень слабое уменьшение числа и размера липидных тел и вакуолеподобных белковых структур, что указывает на некоторое продолжение процесса мобилизации запасных веществ в условиях длительной теплой стратификации.

Нормальная стратификация. В этом варианте к концу холодной стратификации имелось около 30% открытых и 60—70% проросших семян.

Ультраструктура клеток гипокотиля открытых семян, получивших теплую, а затем холодную стратификацию, в основном также сходна со структурой клеток семян после 2 и 6 мес. тепла. В отличие от последних здесь во всех зонах гипокотиля наблюдается появление редких одиночных цистерн агранулярного эндоплазматического ретикулума. Кроме того, происходит некоторое увеличение объема гиалоплазмы и числа рибосом в ней. Размер ядрышек увеличивается больше всего по сравнению с другими вариантами опыта (рис. 7). Число крахмальных зерен на срезе клетки апекса увеличивается в 2 раза по сравнению с этой же зоной после теплой стратификации.

Иную ультраструктуру имеют клетки гипокотиля проросших семян.[1] Характерной особенностью всех его зон являются увеличение четкости клеточных мембран и некоторое уменьшение плотности гиалоплазмы по сравнению с семенами, стратифицированными в тепле. Обнаруживается усиленное развитие цистерн гранулярного и агранулярного эндоплазматического ретикулума (табл. II, *9*), особенно в клетках корневого апекса. Рибосомы представлены главным образом в виде моносом, иногда выявляются четкие полисомные агрегаты (табл. II, *10*). Появление полисом в проросших семенах ясеня отмечает также Вильерс (1968). Размер ядрышек в клетках таких семян уменьшен, число крист в митохондриях несколько увеличивается (5—7 на органеллу), изменений в структуре аппарата Гольджи, микротел и ядра не наблюдается.

Клетки каждой зоны гипокотиля имеют свои особенности. Так, например, в корневом апексе обнаруживаются очень мелкие довольно многочисленные вакуоли, число крахмальных зерен в пластидах уменьшается, а вместо липидных тел в цитоплазме видны мелкие темные липидные капли (табл. II, *9*). Часто наблюдается связь агранулярного ретикулума с этими каплями (табл. II, *11*). Коровые клетки средней зоны вакуолизированы несколько больше, крахмальные зерна в них крупные и многочисленные. Клетки верхней зоны наиболее вакуолизированы и содержат крупную центральную вакуоль, в которой иногда видны остатки нерастворенного фитина. Липидных тел в них много, крахмальные зерна в пластидах мелкие малочисленные, чаще совсем отсутствуют. Пластиды, как правило, образуют чашевидные инвагинации, изолируя участки цитоплазмы с рибосомами (табл. II, *12*).

2 мес. холодной стратификации. В течение такой стратификации никаких внешних морфологических изменений в семенах бересклета не происходит. В закрытом состоянии на холоде они способны находиться очень длительное время. Для их прорастания необходим вынос в тепло (2—3 мес.), а затем — опять на холод (4—5 мес.).

В ультраструктуре зародышей наблюдаются резкие отличия по сравнению с сухими и стратифицированными в тепле семенами. Здесь клетки гипокотиля всех зон очень сходны. Электронномикроскопический облик их цитоплазмы определяют белковые вакуоли и липидные тела, занимающие основную часть среза клеток (табл. III, *12*, см. вклейку). Гиалоплазма средней плотности распределяется относительно узкими тяжами между этими структурами, ядром и клеточной оболочкой, объем ее не увеличен-

---

[1] Исследовались проклюнувшиеся семена, имеющие длину корешка 0.5—1 мм.

Число рибосом в гиалоплазме приблизительно такое же, как и в сухих семенах, но значительно меньше, чем при стратификации в тепле.

Белковые вакуоли крупные, электроннопрозрачные, содержат равномерно распределенный хлопьевидный материал, нередко в них обнаруживаются частично растворенные глобоиды (табл. III, *13*, *стрелка*). В зоне апекса наряду с такими крупными вакуолями встречаются и более мелкие, довольно многочисленные, такой же структуры. Четкой направленности процесса превращения белковых тел в прозрачные вакуоли от корневого апекса к основанию гипокотиля здесь не отмечается. Состояние белковых вакуолей примерно такое же, как и в зоне апекса после 10 дней набухания семян в тепле. Липидные тела крупные, многочисленные, как и в сухих семенах, располагаются вдоль клеточной оболочки и вокруг белковых вакуолей. Число и размер их на холоде мало меняются. Светлые участки в них не выявляются. Структура митохондрий и пластид, а также число их не изменяются по сравнению с сухими семенами. Крахмальные зерна в пластидах отсутствуют (табл. III, *13*). Ядро имеет такую же структуру, как и в сухих семанах. Ядрышко очень компактное, размер его слабо увеличен (рис. 7). В отличие от стратифицированных в тепле семян изменений в его структуре не происходит.

Эндоплазматический ретикулум сильно развит и представлен в виде многочисленных длинных цистерн, расположенных параллельно друг другу и лишенных рибосом (табл. III, *13*). Встречаются клетки, цитоплазма которых почти полностью «заштрихована» цистернами агранулярного эндоплазматического ретикулума (табл. III, *14*). Как и в сухих семенах, гранулярный ретикулум отсутствует, его появление происходит только при теплой стратификации. В клетках появляются редкие диктиосомы. Они выглядят активными, что отличает их от диктиосом в клетках после теплой стратификации. Микротела и полисомные агрегаты не обнаруживаются.

Длительная холодная стратификация. Ультраструктура клеток гипокотиля после длительной холодной стратификации мало отличается от таковой после 2 мес. холода. Главное отличие касается зоны корневого апекса. Здесь наблюдаются слабое просветление содержимого белковых вакуолей (табл. III, *15*), некоторое увеличение плотности гиалоплазмы, уменьшение числа и размера липидных тел и повышение их осмиофильности, а также появление мелких крахмальных зерен в пластидах (до 9 на органеллу). Эти данные указывают на начавшуюся мобилизацию запасных веществ в условиях длительного холода. У плазмалеммы обнаруживается накопление мелких осмиофильных гранул неизвестной природы (табл. III, *15*, *стрелки*). Появляются интрамитохондриальные гранулы (1—4 на срез митохондрии).

Ультраструктура клеток средней и верхней зон гипокотиля не отличается от структуры клеток этих же зон после 2 мес. холода. Следует отметить, что после 6 мес. холода мы находили еще единичные семена, в которых тонкая структура клеток основания гипокотиля имела большое сходство со структурой клеток закрытых семян этой же зоны после 2 мес. тепла (табл. II, *8*). Это указывает на сильное торможение процесса мобилизации на холоде. Размер ядрышка увеличивается слабо, но несколько больше, чем после кратковременной холодной стратификации (рис. 7).

Обсуждение

В связи с недостатком литературных сведений по изменению ультраструктуры зародышей в процессе стратификации и прорастания семян с глубоким покоем мы вынуждены ограничить обсуждение нашего материала лишь работами Вильерса. Сопоставление данных, полученных нами на семенах бересклета европейского, с данными этого автора по ясеню обыкновенному весьма затруднено. Во-первых, в его работах исследовались изменения только клеток корневого апекса в процессе нормальной (3 мес. при 20—22°, затем — 5 мес. при 5—7°) и длительной теп-

лой (6 лет) стратификации и отсутствует вариант с чистым холодом. Во-вторых, ничего не говорится о состоянии самих семян, с которыми имел дело Вильерс; наконец, отсутствуют биологические наблюдения за ходом прорастания семян.

В течение 2 мес. теплой стратификации прежде всего изменяется структура белковых и липидных тел, причем изменения в белковых телах обнаруживаются вскоре после намачивания семян, а в липидных — только в конце стратификации. Эти изменения связаны с мобилизацией запасных веществ. Более позднее начало мобилизации липидных тел по сравнению с белковыми отмечается и другими исследователями (Mollenhauer, Totten, 1971; Хохлова, 1973).

В конце теплой, а также холодной стратификации в отличие от сухих семян электроннопрозрачные участки в липидных телах не выявляются. Исчезновение таких участков, соответствующих пузырькам газов, наблюдалось и в семядолях тыквы в процессе прорастания семян (Lott, Vollmer, 1973). Представляют интерес постепенное исчезновение липидных тел и одновременное появление крахмальных зерен в пластидах. Это происходило также в изолированных зародышах семян бересклета при проращивании их в присутствии гиббереллина— светооптическое наблюдение (Gambade, 1972). Продукты распада липидов, вероятно, используются на построение крахмальных зерен, и, по-видимому, углеводы являются наиболее удобным и лабильным запасным материалом для развивающегося зародыша.

В течение теплой стратификации белковые тела постепенно превращаются в прозрачные вакуоли, содержимое которых довольно быстро используется на нужды клетки. По мере уменьшения их объема увеличивается объем гиалоплазмы. Вслед за изменениями в белковых и липидных телах происходят и другие ультраструктурные изменения. Они включают дифференциацию пластид в амилопласты, новообразование (рибосомы, микротела, гранулярный эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи) и пролиферацию клеточных органелл. Все указанные изменения наблюдаются в семенах, находящихся в состоянии глубокого морфофизиологического покоя, и характерны для процесса доразвития зародыша. Это подтверждается отсутствием таких изменений в зародышах бересклета после холодной стратификации (2—6 мес.), когда доразвития их не происходит, и длительной теплой (6 мес.), когда этот процесс уже завершен, а также аналогичными данными, полученными на семенах ясеня Вильерсом (1971).

Направленность процесса мобилизации белковых и липидных тел от корневого апекса к основанию гипокотиля сохраняется во всех вариантах опыта.

На холоде, как и тепле, превращение белковых тел в прозрачные вакуоли начинается, по-видимому, также в зоне апекса. Поскольку в этих условиях содержимое вакуолей мало используется, то, достигнув определенного состояния, это превращение замедляется. Поэтому через 2 мес. холодной стратификации мы находим белковые вакуоли в одинаковом состоянии во всех зонах гипокотиля. Мобилизация липидных тел также тормозится на холоде; объем гиалоплазмы не увеличивается, пролиферации органелл не происходит.

Наши данные согласуются с анатомическими наблюдениями М. М. Лодкиной (1974), показавшими, что теплая стратификация стимулирует, а холодная — тормозит расход запасных веществ в семенах бересклета.

Длительное пребывание семян на холоде (6 мес.) вызывает накопление темных гранул на плазмалемме клеток корневого апекса. Возможно, что эти гранулы имеют липидную природу, о чем свидетельствует их высокая осмиофильность. Накопление осмиофильного вещества у плазмалеммы происходило также в клетках мезофилла бордефицитных растений. льна при очень глубоких симптомах голодания (Алексеева, 1971) и в отмирающих клетках эндосперма ноготков (Плиско, 1974). Это указывает на деструктивный характер появления таких гранул.

Семена бересклета, успешно прошедшие процесс доразвития зародышей в течение теплой стратификации (открытые), при выносе на холод относительно быстро прорастают. У прорастающих семян клетки нижней части гипокотиля сохраняют все признаки, характерные для меристемы (Данилова, 1972), коровые же клетки верхней части находятся в процессе дифференциации. В семенах же, в которых процесс доразвития растянут (в закрытых семенах), завершение его происходит уже на холоде. Поэтому ультрастуктура таких семян сходна в основном со структурой открытых семян после стратификации в тепле.

Представляют интерес сведения об изменении размера ядрышек, которые, как известно, участвуют в синтезе РНК, в частности рибосомальной (Боннер, 1968).

В семенах бересклета и ясеня (данные Вильерса) наблюдается увеличение размера ядрышек и числа рибосом в клетках в течение теплой стратификации. А у бересклета мы отмечаем еще и увеличение гранулярной зоны в них. Эти данные свидетельствуют об усилении активности ядрышек. Однако сам Вильерс считает, что в условиях теплой стратификации ядрышки малоактивны, хотя в тепле этот автор наблюдал увеличение содержания клеточной РНК и белка (до 24%).

Интересно отметить, что увеличение размера ядрышек и гранулярной зоны в них, а также повышение активности ядрышек наблюдались в дисках моркови при выходе из состояния покоя (Jordan, Chapman, 1973).

В течение последующей холодной стратификации в семенах (открытых) как бересклета, так и ясеня происходят увеличение числа рибосом в гиалоплазме и максимальное увеличение размера ядрышек. Кроме того, у ясеня Вильерс отмечал появление в ядрышках электроннопрозрачных участков, что сопровождалось преимущественным включением предшественников синтеза РНК в состав ядрышек и дальнейшим повышением содержания РНК в клетках. Эти изменения в ядрышках, по мнению Вильерса, специфичны для действия холода.

Безусловно, холодная стратификация (после теплой) стимулирует активность ядрышка. Это становится более наглядным при сравнении с действием чистого холода (2—6 мес.) у бересклета. Что же касается электроннопрозрачных участков в ядрышках и их специфичности для влияния холода, то здесь можно не согласиться с мнением Вильерса. Мы провели тщательный анализ электронномикроскопических фотографий ядрышек всех вариантов опыта с семенами (сухие, набухающие, 2 и 6 мес. при 9—10°, 2 и 6 мес. при 0—3°, 2 мес. при 9—10°+4 мес. при 0—3°) бересклета и приходим к выводу, что наличие таких участков в ядрышках не зависит от условий стратификации семян. Встречаемость их по разным вариантам колеблется от 20 до 60%. Светлые участки в ядрышках чаще приурочены к фибриллярной зоне или находятся на границе двух зон и реже видны в гранулярной. О трудностях интерпретации их в связи с синтезом нуклеиновых кислот мы упоминали в предыдущей работе. Уменьшение же размера ядрышек в проросших семенах бересклета связано, по-видимому, с переходом клеток гипокотиля к растяжению, которое, как показано на колеоптилях пшеницы (Rose, 1974), сопровождается снижением ядрышковой активности. Уменьшение размера ядрышек в проросших семенах ясеня наблюдал также Вильерс (1972а).

В работе М. Г. Николаевой и В. Г. Карклиной (1955) наблюдалось ступенчатое возрастание интенсивности дыхания семян бересклета в процессе стратификации. Сопоставляя наши данные по ультраструктуре митохондрий, можно предположить, что первый резкий подъем интенсивности дыхания во время теплой стратификации обусловливается не усложнением структуры и увеличением активности этих органелл, а увеличением их количества в клетках. То же самое можно сказать и относительно следующего подъема интенсивности этого процесса после переноса семян на холод (открытые семена). Дальнейшее возрастание интенсивности дыхания в проросших семенах, по-видимому, связано как с увеличением числа митохондрий, так и с усилением их активности, поскольку

увеличивается число крист в этих структурах. При длительной теплой стратификации число и структура митохондрий, а также интенсивность дыхания не изменяются.

Интересны данные о появлении и усиленном развитии агранулярного эндоплазматического ретикулума во всех вариантах с холодной стратификацией (2—6 мес., тепло плюс холод). По-видимому, его присутствие специфично для действия холода. Наличие же агранулярного ретикулума в сухих семенах бересклета можно объяснить сильным обезвоживанием тканей (Abdul-Baki, Baker, 1973) или, вероятнее всего, следствием процесса созревания семян (Mollenhauer, Totten, 1971). Есть ссылки на участие этого ретикулума в синтезе терпенов (Schnepf, 1969; Васильев, 1970), к которым относятся и гиббереллины. К сожалению, в настоящий момент нет никаких данных о содержании, локализации, динамике, а также соотношении нативных гормонов, ответственных за установление и нарушение покоя семян бересклета. Кроме того, мы фактически не имеем и биохимических сведений по этому объекту, что затрудняет обсуждение полученного материала по ультраструктуре.

Семена бересклета хорошо отзываются на обработку гиббереллином и кинетином (Николаева и др., 1973), причем гиббереллин ускоряет процесс доразвития зародышей, а кинетин способствует снятию физиологического покоя. Представляется интересным проследить в дальнейшем изменение ультраструктуры клеток зародышей после обработки семян этими гормонами.

Приношу глубокую благодарность доктору биологических наук М. Г. Николаевой за руководство работой и доктору биологических наук А. Е. Васильеву за критические замечания и помощь при анализе электронномикроскопического материала.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеева Х. А. (1971). Влияние борной недостаточности на содержани фосфолипидов и ультраструктуру клетки. Автореф. дисс. — Алексеева Х. А (1975). Тонкая структура зародышей покоящихся семян *Euonymus europaea* L. Бот. ж., 60, 1. — Боннер Дж. (1968). Биохимия растений. — Васильев А. Е. (1970). О локализации синтеза терпеноидов в растительной клетке (данные электронной микроскопии). Растит. ресурсы, 5, 1. — Данилова М. Ф. (1972). Онтогенез растительной клетки. Атлас ультраструктуры растительных клеток. — Лодкина М. М. (1966). Развитие зародыша бересклета европейского *Euonymus europaea* L. в период стратификации семян. Бот. ж., 51, 5. — Лодкина М. М. (1974). Влияние гиббереллина, кинетина и температурного режима на развитие зародыша бересклета европейского во время стратификации семян. В кн.: Биологические основы семеноведения и семеноводства интродуцентов. — Николаева М. Г. (1967). Физиология глубокого покоя семян. — Николаева М. Г. (1974). Роль фитогормонов в процессах созревания и прорастания семян. В кн.: Рост и гормональная регуляция жизнедеятельности растений. — Николаева М. Г., Т. В. Далецкая, М. В. Разумова, Н. Н. Кофанова. (1973). Действие гиббереллина и кинетина на рост зародышей и прорастание семян бересклета европейского и клена татарского. Физиол. раст., 20, 4. — Николаева М. Г., В. Г. Карклина. (1955). Особенности дыхания покоящихся и стратифицированных семян бересклета европейского. Тр. БИНа, сер. IV, 10. — Петрова В. Н. (1974). Изучение роли абсцизовой кислоты в покое семян клена татарского. Автореф. дисс. — Плиско М. А. (1974). Ультраструктура зоны контакта эндосперма и зародыша в развивающемся семени ноготков. В кн.: Электронная микроскопия в ботанических исследованиях. — Полякова Е. Н. (1973). Участие β-индолилуксусной кислоты в механизме торможения прорастания семян *Acer tararicum* L. Автореф. дисс. — Хохлова В. А. (1973). Действие гормонов на распад алейроновых зерен и жировых тел и на формирование клеточных структур в семядолях тыквы. Автореф. дисс. — Abdul-Baki A. A., J. E. Baker. (1973). Are changes in cellular organelles or membranes related to vigor loss in seeds? Seed Sci. Technol., I, 1. — Gambade G. (1972). Etude cyto-histologique de la germination chez les espéces á embryons dormants. Influence d'un traitement par l'acide gibbérellique sur le comportement des embryons d'*Euonymus europaeus* L. Bull. Soc. Bot. France, 119, 3—4. — Jordan E. G., J. M. Chapman. (1973). Nucleolar and nuclear envelope ultrastructure in relation to cell activity in discs of carrot root (*Daucus carota*). J. Expl. Bot. 24, 78. — Lott I. N. A., C. M. Vollmer. (1973). Changes in cotyledons of *Cucurbita maxima* during germination. IV. Protein bodies. Protoplasma, 78, 3. — Mollenhauer H. H., C. Totten. (1971). II. Origin and degradation of lipid vesicles in pea and bean cotyledons. J. Cell. Biol., 48, 2. —

Rose R. J. (1974). Changes in nuclear activity during the growth and development of the wheat coleoptile. Protoplasma, 79, 1—2. — Schnepf E. (1969). Über den Feinbau von Öldrüsen. Protoplasma, 67, 2—3. — Villiers T. A. (1967). Lysosomes in long-dormant plant embryo cells. Nature, 214, 5095. — Villiers T. A. (1968). An autoradiographic study of the effect of the plant hormone abscisic on nucleic acid and protein metabolism. Planta, 82, 4. — Villiers T. A. (1971). Cytological study in dormancy. I. Embryo maturation during dormancy in *Fraxinus excelsior*. New Phytol., 70, 4. — Villiers T. A. (1972a). Cytological studies in dormancy. III. Changes during low-temperature dormancy release. New Phytol., 71, 1. — Villiers T. A. (1972б). Cytological studies in dormancy. II. Pathological ageing changes during prolonged dormancy and recovery upon dormancy release. New Phytol., 71, 1. — Villiers T. A. (1972b). Seed dormancy. В кн.: Seed biology, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 21 IV 1975.

УДК 581.116 : 58 : 581.526.45

Л. Н. Алексеенко

ИНТЕНСИВНОСТЬ ТРАНСПИРАЦИИ ЛУГОВЫХ РАСТЕНИЙ

L. N. ALEKSEENKO. TRANSPIRATION INTENSITY IN HERBACEOUS PLANTS OF HUMID ZONE

Дана характеристика интенсивности транспирации (ИТ) 41 вида, преимущественно луговых растений. Выделена небольшая группа видов со средней ИТ до 0.60 г·час/г сырого веса. Большинство луговых растений имеет среднюю ИТ от 0.60 до 0.90, а у 7 видов — свыше 0.90 и до 1.47 г·час/г сырого веса. Основная часть изученных видов растений расходует в течение часа около 95—110% запаса воды, находящегося в листьях, и за светлую часть суток он обновляется 20—22 раза. На основании исследования сделан вывод об отсутствии статистически достоверных различий по средней ИТ между эумезофитами, гигромезофитами и гигрофитами. Не выявлено корреляции между ИТ и формой и размерами листовой пластинки растений.

Транспирация имеет исключительное значение в жизни растений, так как представляет собой основную статью расхода воды и в значительной мере определяет их водный баланс. Ярким свидетельством большого интереса исследователей к этому показателю водного режима является огромное число публикаций, появившихся за последние десятилетия (Цветкова, 1962, 1966).

Растения вынужденно теряют много воды, что нередко приводит к расстройству их водного режима, а при некоторых обстоятельствах и к летальному исходу. Наиболее реальная опасность нарушения водного баланса создается при высокой транспирации и ограниченном количестве воды, доступной для растений, что характерно для аридных районов. В связи с этим внимание исследователей в большинстве случаев было направлено на изучение интенсивности транспирации и способности растений ограничивать ее именно при недостаточном или ограниченном водоснабжении. В настоящее время по этим вопросам имеется обширная литература.

Расход воды мезофитами, так же как и другие показатели их водного режима, значительно реже привлекали внимание исследователей. Правда интенсивность транспирации мезофитов изучалась, но обычно в сопоставлении с потерями воды у ксерофитов. Достаточно полно изучен водный режим, и в том числе транспирация, большинства мезофитов введенных в культуру, некоторых древесных пород, лесных травянистых и тундровых мезофитов. Более скромны наши представления об интенсивности расходования воды луговыми видами в естественных условиях произра-

стания. Вместе с тем в литературе неоднократно отмечалось временное подвядание трав в полуденные часы, иногда длительная потеря тургора в некоторые периоды вегетации, т. е. нарушение их водного режима. Известна прекрасная реакция луговых трав на орошение, и все это при наличии в почве доступной влаги. Поэтому изучение интенсивности транспирации, одного из главных показателей водного режима растений, в котором, как в фокусе, отражаются внешние условия существования растений, их физиологические особенности, приобретает большое значение при анализе адаптационных особенностей луговых трав к условиям среды.

В наших исследованиях в Ленинградской области на протяжении ряда лет изучалась интенсивность транспирации у 41 вида преимущественно луговых растений. Для сравнения в эксперимент были включены некоторые лесные и опушечные растения, а также и прибрежно-водные виды. Для выяснения влияния условий среды на водный режим луговых растений был заложен экологический ряд из пяти стационарных участков в следующих ассоциациях: I — Trifolietum phleumoso-geraniosum — в нижней части очень пологого склона, увлажняется только атмосферными осадками (самый сухой из пяти опытных участков); II — Mixtoherbetum graminoso-trifoliosum — занимает дно хорошо дренированной долины, режим влажности почвы в течение лета неустойчивый. Почва на I и II участках дерново-среднеподзолистая глееватая тяжелосуглинистая на ленточных глинах. III — Deschampsietum gigrofitica herbosum — расположен на дне слабодренированной межсельговой долины с устойчивым повышенным увлажнением почвы; IV — Deschampsietum caricosum rostratae и V — Caricetum rostratae deschampsiosum — находятся недалеко от уреза воды в озере и поэтому практически постоянно переувлажнены даже в верхней части почвенного профиля. Травостои на III—V участках развиваются на перегнойно-слабоподзолистой оглеенной тяжелосуглинистой почве, подстилаемой ленточными глинами.

Интенсивность транспирации изучалась методом быстрого взвешивания (Иванов и др., 1950) в 4—6 повторностях, на основании полученных данных высчитывалась средняя ИТ за данный срок. Эта средняя являлась исходной величиной для всей дальнейшей статистической обработки полученного материала. В течение дня наблюдения проводились с момента схода росы (8—10 час.) и до 19—21 час., а иногда и круглосуточно (51 раз) с интервалом в один час, что позволило проследить за дневной (и суточной) динамикой транспирации. Дневные (и суточные) наблюдения проводились в основные фазы развития растений, от 4 до 6—7 раз за вегетацию.

Интенсивность транспирации большинства видов изучалась на протяжении нескольких лет в разные по погодным условиям годы и лишь у некоторых видов в течение одного-двух лет. Всего было проведено 523 дневных (суточных) и около 5300 ежечасных наблюдений. Таким образом, ИТ каждого вида характеризуется на основании 24—42 и до 250—300 (а по некоторым видам больше 400) определений (табл. 1). Опираясь на этот фактический материал, по каждому виду были рассчитаны основные статистические параметры. Центральная тенденция вариационного ряда оценивается средней арифметической ИТ и ее ошибкой ($M \pm m$), модальной величиной (Mo) ИТ и медианой (Me). Изменчивость ИТ характеризуется стандартным отклонением (σ), коэффициентом вариации, лимитами и амплитудой между минимальными и максимальными значениями транспирации за каждый день наблюдений, а также абсолютным размахом вариации по всем определениям. Кроме того, были рассчитаны квартили (Q^1; $Q^2 = Me$; Q^3) и разность между третьим и первым квартилем.

Изучение транспирации всякий раз сопровождалось на каждом из опытных участков градиентными наблюдениями за температурой и влажностью воздуха, интенсивностью освещения и скоростью ветра, температурой и влажностью почвы на разной глубине в корнеобитаемом слое (до 30—50 см).

Средние значения ИТ изученных растений довольно разнообразны: от 0.10 [1] у *Sedum purpureum*,[2] 0.24 у *Rhodococcum vitis-idaea* и до 1.30 у *Equisetum fluviatile* и даже 1.47 у *Astragalus danicus* (табл. 1).

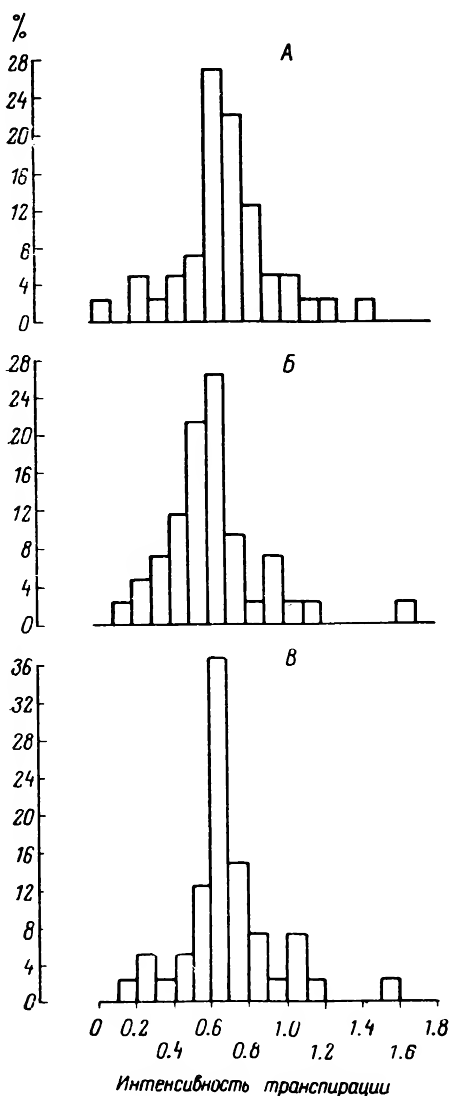


Рис. 1. Частота встречаемости различных значений интенсивности транспирации (г·час/г сырого веса, в процентах от общего числа видов).

А — по средней арифметической ИТ; *Б* — по модальной ИТ; *В* — по медиане.

При постепенном изменении в ранжированном ряду по 41 виду растений средней интенсивности транспирации, модальной величины ИТ и медианы трудно судить о наиболее характерных их значениях. Поэтому была проанализирована частота встречаемости этих показателей по классам 0.00—0.10; 0.11—0.20 и т. д. (рис. 1).

Наиболее низкое среднее значение ИТ (до 0.60) отмечено у девяти видов (21.9% от 41 вида). Среди этих растений есть типичные и широко распространенные луговые травы — *Alchemilla subcrenata* — 0.57, *Dactylis glomerata* — 0.43 и опушечные и лесные растения *Calamagrostis arundinacea* — 0.34, *Rhodococcum vitis-idaea* — 0.24 и *Vaccinium myrtillus* — 0.27.

Для большей части (25 видов, 61.1%) преимущественно луговых растений характерна средняя ИТ от 0.61 до 0.90 (рис. 1, *А*). В этой же группе оказались и некоторые лугово-болотные виды — *Carex rostrata* — 0.68, *Carex acuta* — 0.77, а из прибрежноводных — *Comarum palustre*, у которого средняя ИТ составляет 0.70. У семи видов (*Alopecurus pratensis*, *Achillea millefolium*, *Anthriscus sylvestris*, *Astragalus danicus* и др.) ИТ колеблется от 0.91 до 1.47. Выделенные по средней ИТ три группы растений достоверно отличаются друг от друга при $P=0.99$.

Для иллюстрации того, что представляет собой средняя ИТ у некоторых видов, на рис. 2 показана частота встречаемости всех значений ИТ (в процентах от общего числа определений). Так, у *Alchemilla subcrenata* при средней ИТ 0.57 в 50% наблюдений (между первым и третьим квартилем) расход воды колеблется от 0.34 до 0.74 (рис. 2). Для *Trifolium repens* наиболее часто встречающиеся величины ИТ находятся в диапазоне 0.40—0.92, при средней — 0.66; у *Deschampsia caespitosa* — от 0.47 до 0.92, при $M=0.72$. У видов со средней ИТ выше 0.90, естественно, увеличивается частота встречаемости более высоких значений ИТ. Например,

---

[1] Интенсивность транспирации везде рассчитана в г·час/г сырого веса листьев. Для сокращения в дальнейшем тексте размерность и величины ошибки средней арифметической опущены.

[2] Виды указаны по «Флоре СССР» (1934—1964) с изменениями и дополнениями по С. К. Черепанову (1973).

ТАБЛИЦА 1

Интенсивность транспирации у изученных растений (г·час/г сырого веса)

Вид	Число определений		M	m %	σ	Мода, Mo	Медиана, Me
	дневных	всего					
Sedum purpureum	4	30	0.10	10.0	0.05	0.12	0.12
Rhodococcum vitis-idaea	4	36	0.24	3.5	0.05	0.25	0.28
Vaccinium myrtillus	6	40	0.27	6.3	0.10	0.30	0.29
Calamagrostis arundinacea	6	42	0.34	4.8	0.10	0.38	0.39
Dactylis glomerata	6	40	0.43	7.9	0.21	0.38	0.41
Antennaria dioica	4	36	0.45	4.1	0.11	0.37	0.48
Leucanthemum vulgare	3	24	0.54	4.6	0.12	0.61	0.54
Alchemilla subcrenata	29	278	0.57	2.3	0.22	0.47	0.54
Trollius europaeus	7	69	0.60	4.7	0.24	0.69	0.63
Elytrigia repens	3	35	0.64	8.4	0.31	0.61	0.63
Phleum pratense	43	398	0.65	2.3	0.30	0.43	0.59
Aegopodium podagraria	3	24	0.65	5.4	0.17	0.71	0.67
Ranunculus acris	39	441	0.65	2.1	0.29	0.62	0.60
Centaurea jacea	10	96	0.66	4.2	0.20	0.53	0.59
Trifolium repens	13	170	0.66	3.7	0.32	0.54	0.61
Zerna inermis	21	265	0.68	2.9	0.32	0.46	0.62
Carex rostrata	12	114	0.68	3.2	0.23	0.54	0.62
Vicia cracca	26	267	0.70	2.5	0.29	0.58	0.65
Trifolium hybridum	3	24	0.70	3.9	0.13	0.61	0.68
Comarum palustre	8	56	0.70	3.8	0.20	0.79	0.77
Lathyrus pratensis	28	322	0.71	2.4	0.31	0.55	0.64
Sanguisorba officinalis	19	237	0.71	2.7	0.30	0.56	0.67
Galium boreale	18	233	0.71	3.0	0.32	0.69	0.69
Deschampsia caespitosa	22	221	0.72	2.7	0.29	0.52	0.68
Trifolium medium	31	296	0.73	2.4	0.30	0.60	0.70
Geranium pratense	10	97	0.74	3.6	0.26	0.58	0.69
Filipendula ulmaria	45	407	0.76	1.6	0.25	0.75	0.74
Taraxacum officinale	12	144	0.77	5.7	0.51	0.49	0.66
Carex acuta	6	45	0.77	4.9	0.25	0.65	0.74
Lysimachia vulgaris	10	91	0.82	4.1	0.32	0.61	0.78
Trifolium pratense	11	99	0.82	4.5	0.36	0.68	0.77
Poa pratensis	13	172	0.83	2.6	0.28	0.77	0.82
Thalictrum simplex	4	42	0.84	5.7	0.31	0.67	0.75
Festuca pratensis	10	78	0.88	4.0	0.31	0.69	0.85
Alopecurus pratensis	9	126	0.91	3.0	0.31	0.74	0.85
Anthriscus sylvestris	6	60	1.00	4.3	0.33	1.06	1.01
Rumex acetosa	4	24	1.06	1.7	0.09	0.94	0.96
Achillea millefolium	4	24	1.10	4.1	0.21	0.94	1.01
Equisetum arvense	4	24	1.20	3.7	0.21	1.14	1.14
Equisetum fluviatile	4	24	1.30	4.9	0.30	0.91	1.04
Astragalus danicus	3	30	1.47	5.4	0.38	1.59	1.54

у *Alopecurus pratensis* в половине наблюдений зафиксирована транспирация от 0.62 до 1.18 (M=0.91), а у *Anthriscus sylvestris* от 0.68 до 1.06 (M=1.00). У большинства видов частотный ряд распределения оказывается растянутым в сторону высоких значений ИТ.

Вариационный ряд из модальных значений ИТ и медиан у изученных видов показывает ту же тенденцию распределения по классам частот, что и средняя ИТ (рис. 1, *Б*, *В*).

Таким образом, несмотря на довольно широкую амплитуду средних значений транспирации (от 0.10 до 1.50) у видов растений, находившихся под наблюдением, для них наиболее характерна средняя ИТ в диапазоне от 0.60 до 0.90. У четверти видов она оказалась меньше 0.60 и лишь у семи — больше 0.90.

Для сравнения отметим, что и в других местообитаниях некоторые из изученных нами растений имеют примерно такой же расход воды. В зависимости от погодных условий в день наблюдений, характера эко-

топа и типа сообщества ИТ у *Rhodococcum vitis-idaea* составляет 0.5—0.35 (Дадыкин, 1952; Гулидова, 1958; Бейдеман, Паутова, 1969; Рахманина, 1970а, и др.). Для *Vaccinium myrtillus* характерна более высокая ИТ — 0.15—0.87 (Поплавская и др., 1939; Ситникова, 1956; Смирнова, 1968; Рахманина, 1970а).

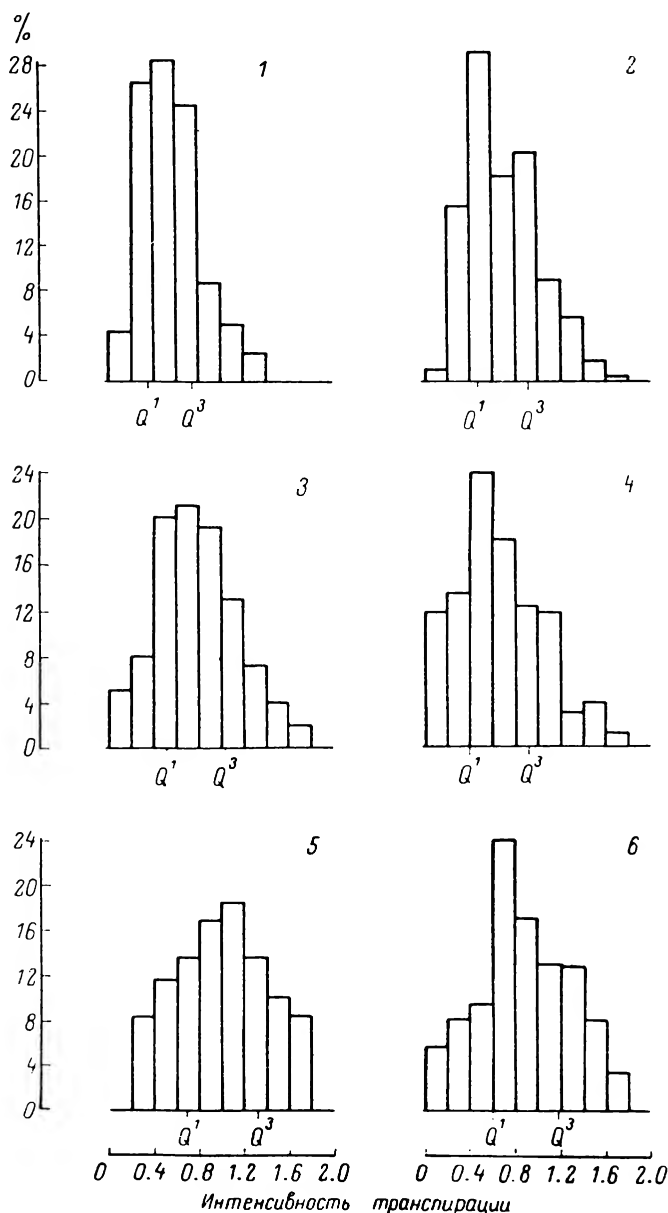


Рис. 2. Частота встречаемости различных значений интенсивности транспирации (г·час/г сырого веса) у некоторых видов (в процентах от общего числа определений).

1 — *Alchemilla subcrenata*; 2 — *Deschampsia caespitosa*; 3 — *Trifolium pratense*; 4 — *Trifolium repens*; 5 — *Anthriscus sylvestris*; 6 — *Alopecurus pratensis*, Q^1 — первый квартиль; Q^3 — третий квартиль.

Литературных данных по транспирации типичных луговых растений в природных условиях, к сожалению, немного (Gessner, 1956; Pisek, 1956; Stanhill, 1960; Антипов, 1961, 1973; Горшкова, Буркова, 1962; Шабалин, 1963; Смирнова, 1968, и др.). Однако и в этих работах, выполненных в различных географических районах и экологических условиях, демонстрируется такой же порядок величин ИТ, как и в наших исследо-

ваниях. Например (по данным Смирновой, 1968), у *Deschampsia caespitosa* на лесной вырубке ИТ составляет 0.36—0.39, а у *Chamaenerion angustifolium* 0.40—0.60. В лесостепной зоне (Горышина, 1960), на пойменных местообитаниях в лесной зоне (Антипов, 1961) ИТ у *Trifolium pratense*, *T. repens*, *Geranium pratense*, *Eryngium planum* и других мезофитов колеблется от 0.70—1.00 до 1.30—1.80 и даже до 2.00—2.40. Подобные величины расхода воды луговыми травами в Ленинградской области наблюдаются преимущественно в дни с высокой интенсивностью радиации, температуры и дефицита насыщения воздуха.

В искусственных посевах луговые травы (*Trifolium pratense*, *Phleum pratense*, *Medicago sativa* и др.) испаряют воду с такой же скоростью, как и в природных условиях (Сметанникова, 1950; Корякина, 1951; Алексеенко, 1958; Djendov, 1959; Гусейнов, Мамедов, 1960; Kristkalne, 1960, и др.).

В заключение отметим, что у мезофитов горных районов среднедневная ИТ на разных высотах колеблется в широком диапазоне от 0.10—0.15 до 0.75—0.95 и даже до 1.50 (Кохановская, 1925; Pisek, Cartellieri, 1934; Berger-Landefeldt, 1936; Свешникова, 1959, 1962; Измайлова, 1969, и многие другие). Лишь для растений субальпийского и субнивального поясов Центрального Кавказа Г. Ш. Нахуцришвили (1972) отмечаются удивительно высокие значения ИТ.

Таким образом, можно заключить, что установленные для изученных видов средние значения ИТ, находящиеся преимущественно в интервале от 0.50—0.60 до 0.90—1.20, являются довольно типичными для луговых растений в обычных условиях их существования.

При выявленных средних значениях ИТ и при общем содержании воды в листьях у большинства растений около 64—76% происходит быстрая смена водного запаса (табл. 2). Н. А. Максимов (1952) обращал внимание на некоторую условность этого показателя, особенно при учете лишь воды, содержащейся в листьях. Однако чаще всего быстроту расходования воды определяют в процентах от ее общего запаса именно в листьях (Кохановская, 1925; Свешникова, 1962; Горышина и др., 1963; Горышина, 1969; Колпиков, 1971, и др.).

Лесные и опушечные растения в наших исследованиях на протяжении одного часа расходуют 38—59% всего запаса воды, а полная смена воды продолжается более двух часов. В течение 18-часового дня происходит 7—10 смен водного запаса. Для сравнения укажем, что у мезофильной травянистой растительности Средней Европы водный запас на протяжении дня обновляется 4—8 раз (Stocker, 1932; Свешникова, 1962). У теневых мезофитов в дубравах лесостепной зоны при относительно слабой транспирации в полуденные часы в течение часа сменяется не более 30—40% запаса воды, а следовательно полная смена водного запаса, продолжается около двух-двух с половиной часов (Горышина и др., 1963).

Основная часть типичных луговых и лугово-болотных растений сменяет за час от 80 до 120% воды. При этом продолжительность полной смены колеблется от 0.80 до 1.20 часа, а за светлую часть суток весь запас воды в листьях обновляется от 15 до 22 раз (табл. 2).

Как указывал Н. А. Максимов (1952), у растений за час обычно сменяется от 10 до 80% воды, находящейся в листьях и стеблях. При расчете на запас воды только в листьях этот показатель возрастает. Так, в опытах Л. Н. Кохановской (1925) в субальпийской зоне Кавказа быстрота расходования воды в процентах от общего ее количества в листе составляла у *Valeriana alliariifolia* 115%, у *Plantago media* — 162%, у *Alchemilla vulgaris* — 200% и т. д. Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав расходуют в течение часа на транспирацию 100—120(150)% всего водного запаса листа, т. е. весь запас обновляется меньше, чем за час, и в течение светового дня это повторяется несколько раз (Горышина, 1969).

Быстрота расходования водного запаса, так же как и коэффициент водообмена за 1 час, изменяется в течение дня и на протяжении сезона

ТАБЛИЦА 2

Средняя скорость расхода водного запаса
(в процентах от общего содержания воды в листьях)

Вид	Скорость расхода водного запаса, %/час.	Время полной смены водного запаса, час.	Число полных смен водного запаса за день (18 час.)
Sedum purpureum	10.6	9.43	1.9
Vaccinium myrtillus	37.7	2.65	6.8
Rhodococcum vitis-idaea	41.0	2.44	7.4
Calamagrostis arundinacea	46.1	2.17	8.3
Antennaria dioica	58.6	1.71	10.5
Trollius europaeus	81.8	1.22	14.7
Alchemilla subcrenata	83.0	1.20	14.9
Centaurea jacea	83.8	1.19	15.1
Ranunculus acris	85.9	1.16	15.5
Trifolium repens	89.4	1.12	16.1
Phleum pratense	95.0	1.05	17.1
Vicia cracca	96.8	1.03	17.4
Taraxacum officinale	98.3	1.02	17.6
Lathyrus pratensis	101.0	0.99	18.2
Sanguisorba officinalis	101.0	0.99	18.2
Galium boreale	101.0	0.99	18.2
Comarum palustre	101.0	0.99	18.2
Elytrigia repens	102.0	0.98	18.4
Trifolium medium	102.0	0.98	18.4
Geranium pratense	104.0	0.96	18.7
Carex rostrata	105.0	0.95	18.9
Zerna inermis	105.0	0.95	18.9
Deschampsia caespitosa	109.0	0.92	19.6
Lysimachia vulgaris	109.5	0.91	19.7
Carex acuta	112.0	0.89	20.2
Trifolium pratense	114.3	0.87	20.6
Filipendula ulmaria	119.0	0.84	21.4
Poa pratensis	124.0	0.80	22.3
Thalictrum simplex	124.0	0.80	22.3
Rumex acetosa	129.5	0.77	23.3
Anthriscus sylvestris	130.0	0.77	23.4
Festuca pratensis	133.0	0.75	24.0
Alopecurus pratensis	143.0	0.70	25.8
Achillea millefolium	146.0	0.68	26.3
Equisetum arvense	159.0	0.63	28.6
Equisetum fluviatile	177.0	0.56	31.9
Astragalus danicus	207.0	0.48	37.2

вегетации. Естественно, что при повышении ИТ скорость смены водного запаса возрастает, но порядок цифр сохраняется даже в иных экологических условиях. Например, у *Trifolium pratense* в степях Ставрополья за IV—IX месяцы коэффициент водообмена за час изменялся от 0.623 до 1.70—1.80, а за светлую часть суток весь запас воды в листьях обновлялся 10—24 раза (Колпиков, 1971). В Ленинградской области при несколько более низкой ИТ у того же клевера лугового за час сменялось до 80—150% водного запаса, коэффициент водообмена за 1 час колебался от 0.65 до 1.20—1.30, и в середине лета число смен за день составляло около 20—21.

Наконец, среди изученных нами растений встречаются виды с наиболее интенсивным водообменом. Это *Poa pratensis*, *Anthriscus sylvestris*, *Alopecurus pratensis*, *Astragalus danicus* и другие виды, которые в течение часа расходуют на транспирацию 120—170 (200)% всего водного запаса листа. Иначе говоря, весь запас воды обновляется за 0.5—0.8 часа, а за день он сменяется 22—32 (37) раза (табл. 2).

Следовательно, как по средней ИТ, так и по скорости обновления воды, содержащейся в листьях, наблюдается значительная дифференциация среди изученных видов растений.

Таким образом, у части растений расход и возобновление запаса воды осуществляется медленно. Большинство луговых растений быстро расхо-

дуют запас воды и часто его сменяют за светлый период суток. А некоторые виды гумидной зоны по интенсивности водообмена приближаются к настоящим ксерофитам (Stocker, 1929; Васильев, 1931; Свешникова, 1962).

Вопрос об интенсивности транспирации растений различных экологических групп, впервые поставленный Шимпером (Schimper, 1898), неоднократно обсуждался в литературе (Генкель, 1946; Oppenheimer, 1951; Максимов, 1952; Свешникова, Заленский, 1956; Свешникова, 1962; Гусев, 1967, и др.). В любой природной зоне встречаются виды с высоким и относительно низким расходом воды. Это свидетельствует о том, что транспирация зависит не только от условий среды, но и от эколого-физиологических особенностей самих растений (Васильев, 1931; Климочкина, 1948; Григорьев, 1955; Свешникова, 1962; Горшкова, 1971, и др.). Как отмечают Н. А. Максимов (1952) и В. М. Свешникова (1962), дифференциация видов по интенсивности транспирации наиболее выражена у растений засушливых местообитаний.

Среди луговых растений априорно выделяются различные экологические типы или группы (Шенников, 1941), границы между этими типами недостаточно определенны и отнесение того или иного вида к какой-либо группе нередко вызывало затруднения. Мы попытались установить, имеются ли достоверные различия по ИТ среди изученных нами видов, которые в геоботанической и экологической литературе относятся исследователями к различным экологическим группам; для этого нами была рассчитана средняя ИТ для эумезофитов, гигромезофитов, психрофитов и гигрофитов.

Для 27 эумезофитов средняя ИТ равняется 0.77 (σ=0.24), а у 8 гигромезофитов — 0.82 (σ=0.22). Казалось бы, можно сделать вывод, что более влаголюбивые растения расходуют больше воды. Вместе с тем полученная разность статистически недостоверна, и поэтому нельзя утверждать, что гигромезофиты менее экономны в расходовании воды. Группы психрофитов (3 вида) и гигрофитов (2 вида) оказались мало представительными. Однако, принимая во внимание литературные данные по транспирации тундровых, альпийских и лесных психрофитов (Поплавская и др., 1939; Бейдеман, Паутова, 1969; Рахманина, 1970а, и др.), для которых отмечаются низкие значения ИТ (0.10—0.40 и лишь у некоторых видов 0.80), можно допустить, что полученные в наших исследованиях данные для *Rhodococcum vitis-idaea*, *Vaccinium myrtillus*, *Antennaria dioica* отражают средний уровень ИТ этой экологической группы. При среднем значении ИТ у психрофитов 0.32 можно утверждать, что по этому показателю они достоверно (даже при P=0.999) отличаются от мезофитов и гигромезофитов.

По наблюдениям А. Т. Рахманиной (1970б), низкая транспирация психрофитов определяется не только условиями местообитания и их анатомо-морфологической структурой, а в первую очередь биологическими особенностями растений — периодичностью их развития, длительностью жизни листового аппарата, т. е. принадлежностью к определенным типам ритма сезонного развития.

Н. И. Антипов (1961) подчеркивает, что гигрофиты, несмотря на обильное водоснабжение, расходуют воды значительно меньше, чем мезофиты. Однако более правильно говорить о тенденции у гигрофитов к несколько меньшему испарению по сравнению с мезофитами (подчеркнув при этом особенности среды), поскольку в иной зоне, или других условиях гигро-(гидро)фиты могут испарять воды больше других растений (Бейдеман, 1960).

Таким образом, в идентичных условиях различные экологические группы из числа изученных растений статистически достоверно не различаются по средней ИТ. Как указывал Н. А. Максимов (1952), различия между экогруппами надо искать не в особенностях испарения растениями, а в их отношении к завяданию.

В составе луговых травостоев имеются виды из многих семейств. При изучении ИТ растений аридной зоны отмечается более экономный

расход воды злаками по сравнению с растениями других семейств (Генкель, 1946; Колпиков, 1957; Горшкова, 1971, и др.). В отношении луговых растений нам неизвестны подобные материалы, хотя эти данные представляют интерес для выяснения особенностей водного режима растений разных семейств. Как показали исследования, для девяти злаков средняя ИТ равна 0.68 (σ=0.19) при амплитуде от 0.34 (*Calamagrostis arundinacea*) до 0.91 у *Alopecurus pratensis*. Для семи видов семейства бобовых средняя ИТ составила 0.83 (σ=0.29) и для 23 видов из группы разнотравья — 0.71 (σ=0.31), а если исключить суккулент, то для 22 видов M=0.74 (σ=0.23) с колебаниями от 0.24 (брусника) до 1.30 (*Equisetum fluviatile*).

На первый взгляд между злаками и бобовыми по средней скорости расходования воды существует заметное различие — 0.15, т. е. у бобовых средняя ИТ почти на 22% больше, чем у злаков. Однако эта разность статистически недостоверна; в равной мере это относится и к разности между средними значениями ИТ — бобовые—разнотравье и злаки—разнотравье. На основании полученных данных можно сделать заключение лишь о том, что среди изученных растений наиболее низкая ИТ характерна для злаков, и далее намечается тенденция к увеличению средней ИТ у растений группы разнотравья и семейства бобовых.

Рассматривая водный режим растений, некоторые исследователи пытаются связать интенсивность транспирации с формой и размером листовой пластинки (Tibbals и др., 1964; Горшкова, 1971; Stebbins, Dewey, 1972, и др.). При этом Тиббол и др. (Tibbals и др., 1964) исходят из предпосылки, что широкий и плоский лист поглощает на единицу поверхности значительно больше энергии, чем хвоя (авторы работали с древесными породами). Поэтому у лиственных пород ИТ выше, чем у хвойных. Стеббинс и Девей (1972) отмечают, что величина транспирации не зависела от возраста листа и коррелировала только с его площадью.

А. А. Горшкова (1971), изучая экологию водного режима степных растений Забайкалья, относит узколистные дерновинные злаки к эвксерофитам; наиболее характерными чертами эвксерофитов она считает их низкую оводненность и низкую интенсивность транспирации (0.47—0.52), обусловленную небольшими размерами листовых пластинок (Горшкова, 1971).

Как показали расчеты на примере луговых растений, корреляции между ИТ, формой и размером листовой пластинки нет. Среди изученных видов были выделены три группы растений с различным строением листовой пластинки, и для каждой группы высчитана средняя ИТ. В первую группу включены растения с длинными узкими листьями, девять видов злаков и две осоки, всего 11 видов. Вторая группа — растения с мелкими и средними листьями (и листочками), сюда вошли все бобовые и *Leucanthemum vulgare*, *Sanguisorba officinalis*, *Galium boreale* и другие из разнотравья, всего 16 видов. Третья группа в составе 10 видов представлена растениями с наиболее крупной листовой пластинкой — *Alchemilla subcrenata*, *Trollius europaeus*, *Aegopodium podagraria*, *Geranium pratense* и др. Средняя ИТ для первой группы составила 0.68 (σ=0.18), второй — 0.84 (σ=0.29) и третьей — 0.74 (σ=0.14). Несмотря на некоторые различия по средним значениям ИТ, разности между группами статистически недостоверны.

Для того чтобы предупредить возражение о неправомерности сопоставления скорости расхода воды, выраженной в граммах на 1 г сырого веса листа с площадью и формой листьев, была рассчитана ИТ в г на 100 см^2 за час для тех же трех групп растений. Для первой группы узколистных видов средняя ИТ равна 1.19 (σ=0.40), у растений с мелкими листьями — 1.15 (σ=0.32) и для третьей группы — 1.27 (σ=0.22). Абсолютные значения ИТ в пересчете на 100 см^2 за 1 час стали выше, но по-прежнему различия между группами, выделенными по характеру и размерам листовой пластинки, статистически недостоверны.

Таким образом, среди изученных растений четко наметились три группы по средней скорости расходования воды. Первая — с ИТ до 0.60, вторая — от 0.60 до 0.90 и третья — свыше 0.90 (до 1.50). Включенные в исследования эумезофиты, гигромезофиты достоверно не отличаются друг от друга по средней ИТ. Исключением являются психрофиты с низкой транспирацией, по этому показателю они достоверно отличаются от растений других экологических групп. К аналогичному выводу об отсутствии определенных различий в величине ИТ у растений разных экологических групп субальпийского и субнивального поясов Центрального Кавказа пришел Г. Ш. Нахуцришвили (1972). В этой же связи подчеркнем, что сколько-нибудь существенного различия по величине испарения нет не только между луговыми видами (близкими более или менее в экологическом отношении), но и между мезофитами и ксерофитами, на что давно обращали внимание Н. А. Максимов (1952), П. А. Генкель (1946) и др.

В наших исследованиях не выявлено различий в средней скорости расходования воды между представителями различных семейств, а также отсутствует корреляция между этим показателем, с одной стороны, формой и размером листовой пластинки, с другой.

Автор пользуется случаем выразить свою признательность О. В. Заленскому, Н. И. Бобровской и А. Т. Рахманиной за просмотр рукописи и ценные замечания.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеенко Л. Н. (1958). К биологии и экологии многолетних трав. Бот. ж., 43, 11. — Антипов Н. И. (1961). Водный режим некоторых гигрофитов. Физиол. раст., 8. 3. — Антипов Н. И. (1973). Особенности водообмена одиночных цветков и соцветий травянистых растений по наблюдениям в Рязанской области. Бот. ж., 58, 6. — Бейдеман И. Н. (1960). Ритм сезонного хода интенсивности транспирации растений при различных типах водного режима почв и в различных климатических условиях. Бот. ж., 45, 8. — Бейдеман И. Н., В. Н. Паутова. (1969). Водный режим растений на островах и берегах озера Байкал и методика его изучения. Тр. Лимнол. инст., 9(29), 2. — Васильев И. М. (1931). Водное хозяйство растений Кара-Кумов. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 25, 3. — Генкель П. А. (1946). Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения. Тр. Инст. физиол. раст., 5, 1. — Горшкова А. А. (1971). Экология водного режима растений Забайкалья. В кн.: Экология флоры Забайкалья. — Горшкова А. А., В. М. Буркова. (1962). Интенсивность транспирации травянистых растений Средней Сибири. Тр. Вост.-Сибирск. филиала СО АН СССР, 35. — Горышина Т. К. (1960). Некоторые данные о водном и температурном режиме листьев растений разных экологических типов в природных условиях. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 3, 1. — Горышина Т. К. (1969). Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав. — Горышина Т. К., В. Я. Смирнова, Ти Чань-цзинь. (1963). О водном режиме дубравных травянистых растений летнего аспекта. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 15, 3. — Григорьев Ю. С. (1955). Сравнительное экологическое исследование ксерофилизации высших растений. — Гулидова И. В. (1958). Транспирация деревьев и трав в зоне средней тайги и ее зависимость от метеорологических условий. Тр. Инст. леса АН СССР, 11. — Гусев Н. А. (1967). Физиология водообмена растений. В кн.: Физиология сельскохозяйственных растений. — Гусейнов Б. З., А. М. Мамедов. (1960). Водный режим и продуктивность кормовых культур при различных сроках и типах посева. Изв. АН Азерб. ССР, сер. биол. и мед. наук, 5. — Дадыкин В. П. (1952). Особенности поведения растений на холодных почвах. — Иванов Л. А., А. А. Силина, Ю. Л. Цельникер. (1950). О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях. Бот. ж., 35, 2. — Измайлова Н. Н. (1969). Водный режим растений альпийского пояса Восточного Памира. Автореф. дисс. — Климочкина Л. В. (1948). Водный режим пустынных растений Центрального Казахстана. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 4, 6. — Колпиков Д. И. (1957). Сравнительное изучение водного режима и засухоустойчивости стипаксерофитов. В кн.: Памяти академика Н. А. Максимова. — Колпиков Д. И. (1971). Опыт эколого-физиологической оценки особенностей приспособлений к засухе телаксерофитоидов и гигроксерофитов. В кн.: Физиология засухоустойчивости растений. — Корякина В. Ф. (1951). Некоторые черты водного режима компонентов травосмесей при различной густоте стояния. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 4, 8. — Кохановская Л. Н. (1925). Исследования над транспирацией растений в условиях субальпийской зоны. Ж. Русск. бот. общ., 10, 1/2. — Максимов Н. А. (1952). Физиологические основы засухоустойчивости растений. В кн.: Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений, 1. — Нахуцришвили Г. Ш. (1972). Экология высокогорных травянистых растений и фитоценозов Центрального Кавказа. Автореф. дисс. —

Поплавская Г. И., С. И. Петрова, Е. П. Яшумова. (1939). Материалы по изучению экологии арктических растений. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., отд. бот., 67, 3. — Рахманина А. Т. (1970а). Водный режим растений. В кн.: Экология и биология растений Восточноевропейской лесотундры. — Рахманина А. Т. (1970б). Водный режим растений разных феноритмотипов в лесотундре. В кн.: Продуктивность биогеоценозов Субарктики.— Свешникова В. М. (1959). О водном режиме почв и растений высокогорных лугов. Изв. АН ТаджССР, отд. биол., 1. — Свешникова В. М. (1962). Водный режим растений и почв высокогорных пустынь Памира. Тр. Памирск. биол. ст. Бот. инст. АН ТаджССР, XIX. — Свешникова В. М., О. В. Заленский. (1956). Водный режим растений аридных территорий Средней Азии и Казахстана. В кн.: Вопросы географии. — Синикова О. А. (1956). Эколого-физиологические наблюдения над оксилофитами. Уч. зап. Моск. обл. пед. инст., 41, 1. — Сметанникова А. И. (1950). К сравнительной физиологической характеристике некоторых видов люцерн. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 4, 7. — Смирнова И. А. (1968). Водный режим характерных представителей травяно-кустарничкового яруса сообществ южной тайги. Автореф. дисс. — Цветкова Н. Н. (1962). Транспирация и ее значение в жизни растений. Библиограф. указ., 1926—1958. — Цветкова Н. Н. (1966). Транспирация и ее значение в жизни растений. Библиограф. указ., 1959—1964. — Шабалин Л. И. (1963). Связь роста с водоудерживающей способностью и транспирацией у луговых злаков. В кн.: Материалы научной конференции 1962 года. — Шенников А. П. (1941). Луговедение. — Berger-Landefeldt U. (1936). Der Wasserhaushalt der Alpenpflanzen. Bibl. Bot., 115. — Djendov C. (1959). Despre intensitatea transpiratiei in decursul zilei si al perioadeli de vegetatie si despre coeficientul economie al transpiratiei la citeva leguminosae. Comun. Acad. R. P. R., 9, 11. — Gessner F. (1956). Der Wasserhaushalt der Hydrophyten und Helophyten. In: Handbuch der Pflanzenphysiologie, 3. — Kristkalne S. (1960). Transpiracijas intensitate t jansana lucernas lapas Latvijas PSP apstaklos. Изв. АН ЛатвССР, сер. биол., 18. — Oppenheimer H. R. (1951). Summer drought and water balance of plants growing in the Near East. J. Ecol., 39, 2. — Pisek A. (1956). Der Wasserhaushalt der Meso- und Hygrophyten. In: Handbuch der Pflanzenphysiologie, 3. — Pisek A.,E. Cartellieri. (1934). Zur Kenntnis der Wasserhaushaltes der Pflanzen. III. Alpine Zwergstrauchen. Jahrb. Wiss. Bot., 79. — Schimper A. F. (1898). Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. — Stanhill G. (1960). The relationship between climate and transpiration and growth of pastures. In: Proceeding of *8th* Intrnational Grassland Congress held at the university of Reding. Paper 12 A/6. — Stebbins R. L., D. H. Dewey. (1972). Role of transpiration and phloem transport in accumulation of 45 calcium in leaves of young apple trees. J. Amer. Soc. Hottic. Sci., 97, 4. — Stocker O. (1929). Das Wasserdefizit von Gefässpflanzen in verschiedenen Klimazonen. Planta, 7, 2/3. — Stocker O. (1932). Transpiration und Wasserhaushalt in verschiedenen Klimazonen. Jahrb. Wiss. Bot., 75. — Tibbals E. C., E. K. Carr, D. M. Gates, F. Kreith. (1964). Radiation and convection in conifers. Amer. J. Bot., 51, 5.

Ленинградский
государственный университет.

Получено 22 VI 1973.

УДК 581.5 : 581.145+581.162.3 : 582.632 (471.501)

М. С. Кайгородова

ЭКОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ И ОПЫЛЕНИЯ *BETULA NANA* L. НА ПОЛЯРНОМ УРАЛЕ

M. S. KAIGORODOVA. FLOWERING AND POLLINATION ECOLOGY OF *BETULA NANA* L. IN THE POLAR URALS

В статье дана антэкологическая характеристика гипоарктического кустарника березы карликовой *Betula nana* L., господствующей в южной подзоне кустарниковых тундр. Выявлены приспособления данного вида в сфере цветения и опыления к условиям Полярного Урала (верховья долины рек Соби и Ельца).

Береза карликовая — типичный гипоарктический вид. Она занимает обширные пространства в лесотундре и южной подзоне кустарниковых тундр от Гренландии до Енисея (Полозова, 1966; Юрцев, 1966). Наблюдается повышенный интерес к изучению этого широко распространенного кустарника. Выявлены следующие эколого-биологические особенности, позволяющие березе карликовой играть роль эдификатора в южной под-

зоне кустарниковых тундр: долговечность, поверхностная корневая система, способность к полеганию и интенсивному вегетативному размножению при ухудшении эдафических и климатических условий, пластичность биоморфы, а также богатая семенная продуктивность в оптимальных условиях (Воробьева, 1959; Полозова, 1962, 1964, 1966; Вахтина, 1964а, б; Нифонтова, 1970; Кудряшев и др., 1973; Барыкина, Кудряшев, 1973).

О цветении и опылении березы карликовой в литературе сведений почти нет. В данной статье освещены некоторые вопросы экологии цветения и опыления березы карликовой. Наблюдения проводились в течение 4 лет (1966—1969 гг.) в южной подзоне кустарниковых тундр (Коми АССР, Воркутинский район, верховья долины рек Соби и Ельца). Изучена антэкология основных компонентов ракомитриевой, ерниковой, пушицево-осоковой тундр и разреженной растительности сланцевых обнажений, всего около 100 видов.

Жесткие природные условия района исследования накладывают свой отпечаток на цветение и опыление растений. Особенно большую роль играют короткий период вегетации, низкая температура и высокая относительная влажность воздуха, избыточные летние осадки, резкая и частая смена погодных условий. Период вегетации в верховьях долины рек Соби и Ельца колеблется от 60 до 120 дней. Среднемесячная температура воздуха самого теплого месяца июля составляет 11.0°. При вторжении холодного арктического воздуха температура воздуха иногда резко понижается, даже в июле до —5°. Погода обычно крайне неустойчива, она может сменяться до 5 раз в день при изменении направления ветра. Относительная влажность воздуха, как правило, порядка 80—100%. Обычны затяжные моросящие дожди и густые продолжительные туманы.

При постановке фенологических наблюдений мы руководствовались указаниями И. Н. Бейдеман (1954, 1960) и В. Ф. Шамурина (1966а). Суточный ритм цветения изучался по общепринятой методике (Пономарев, 1954, 1960; Шамурин, 1958, 1966б). Суточный ритм вскрывания пыльников у березы карликовой учитывался в 10 сережках, взятых на 5—10 различных особях. Сережки по мере отцветания заменялись новыми, но в сумме их всегда было 10. Подсчет вскрывшихся пыльников проводился через 1 час, реже через 3 часа. Вскрывшиеся пыльники удалялись во избежание повторного подсчета. Одновременно измерялась температура и относительная влажность воздуха психрометром Ассмана и освещенность люксметром Ю-16.

Березе карликовой принадлежит в районе исследования господствующее положение. Ею занято здесь не менее 70% площади. Она является обычным компонентом почти всех ассоциаций, а в ерниковой тундре доминирует и играет роль эдификатора. Это типично анемофильное однодомное растение. Однако на одних ее особях преобладают пестичные сережки, а на других тычиночные в соотношении 4 : 1; это зависит от возрастного состава популяции. Т. Г. Полозова (1966) установила, что на молодых особях преобладают пестичные сережки, а на старых — тычиночные. Пестичные сережки расположены на укороченных побегах в средней части удлиненных ростовых побегов. Выше и ниже их находятся укороченные побеги с тычиночными сережками.

Береза карликовая цветет в районе исследования одновременно с развертыванием листьев в поздневесенний период. Она цвела в багульниково-ерниково-зеленомошной ассоциации в благоприятные годы (1966 и 1967) с 30 июня по 6 июля, а в прохладные дождливые вегетационные сезоны 1968, 1969 гг. с 10 по 20 июля. Во всех других ассоциациях цветение березы карликовой происходило на 10 дней раньше и в более сжатые сроки. Данный вид характеризуется в районе исследования ускоренным темпом развития. Полный цикл развития составлял 60—70 дней и заканчивался за 40—50 дней до выпадения снега. Плоды, в отличие от анемохорных видов берез, опадали не осенью, а в период снеготаяния и разносились водой. Эту же особенность отметили Л. В. Кудряшев, Р. П. Барыкина,

Л. Н. Пугачева (1973) для другой гипоарктической березы — *Betula exilis* Sukacz.

Береза карликовая является гомогамным растением, тычиночные и пестичные сережки на отдельных особях цвели одновременно. Цветение отдельных пестичных сережек в теплую солнечную погоду продолжалось 6 суток. Рыльца имели наибольшую воспринимающую поверхность (3 мм²) на третий день цветения. Доступность рылец для воздушных течений увеличивалась в результате отклонения пестичных сережек от ветки на 45° или горизонтально. Все пестичные сережки на одной особи цвели одновременно. В прохладную пасмурную погоду при температуре воздуха 4—6° длительность цветения пестичных сережек увеличивалась до 12—13 суток.

В цветении тычиночных сережек можно наметить 3 фазы: 1 — освобождение сережки от покровов; 2 — «разрыхление» сережки; 3 — вскрывание пыльников. Тычиночные сережки сидячие, достигают всего лишь 5—6 мм длины. Перед цветением ось сережки удлиняется до 9 мм. Сережка разрыхляется и пыльники становятся доступны потокам воздуха. Они не свешиваются из чешуй, поскольку не происходит роста тычиночных нитей. Пыльники вскрываются так широко, что пыльца свободно выдувается из них ветром в течение 30—60 минут. В теплую солнечную погоду все пыльники в сережке, начиная с середины ее, вскрывались в течение 4—6 часов. Разрыхление тычиночных сережек и широкое вскрывание пыльников при отсутствии роста тычиночных нитей способствуют ветроопылению. В прохладную пасмурную погоду отдельная тычиночная сережка цветет в течение 2—4 суток. Тычиночные сережки одной особи цветут поочередно в теплую солнечную погоду в течение 2—3 суток, а в прохладную пасмурную погоду на протяжении 6 суток.

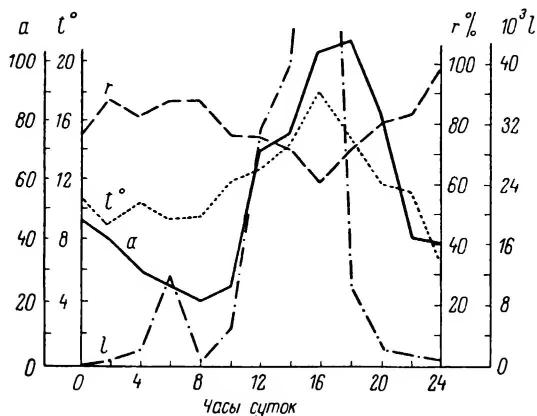


Рис. 1. Суточный ход вскрывания пыльников *Betula nana* 13 июля 1968 г.

а — количество вскрывшихся пыльников; *t°* — температура воздуха на уровне сережек; *r* — относительная влажность воздуха на уровне сережек; *l* — освещенность.

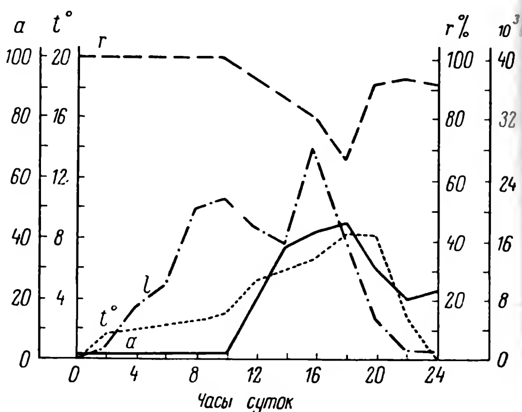


Рис. 2. Суточный ход вскрывания пыльников *Betula nana* 11 июля 1968 г.

Обозначения те же, что на рис. 1.

Цветение и опыление березы карликовой происходит при широком колебании погодных условий (температура воздуха колебалась в пределах 0—26°, а относительная влажность воздуха менялась от 50 до 100%). Однако массовое вскрывание пыльников осуществляется при наступлении оптимальных условий, при температуре воздуха 12—18° и относительной влажности воздуха 60—80%. При отклонении от этих оптимальных условий в ту или другую сторону вскрывание пыльников замедляется или вовсе прекращается.

В теплую солнечную погоду при температуре воздуха 8—16° пыльники у березы карликовой вскрывались круглосуточно, но наиболее массово в теплые дневные часы. Наблюдалась прямая зависимость между изме-

нением температуры воздуха и количеством вскрывшихся пыльников. Так, 13 июля 1968 г. при температуре воздуха 9—10° и относительной влажности воздуха 85—90% в ночные и утренние часы вскрывалось мало пыльников (20—40 в час). Затем, вслед за повышением температуры воздуха и соответственным понижением относительной его влажности, количество вскрывшихся пыльников постепенно увеличивалось и к 14—17 часам достигло максимума. При последующем понижении температуры воздуха до 7° число вскрывшихся пыльников уменьша-

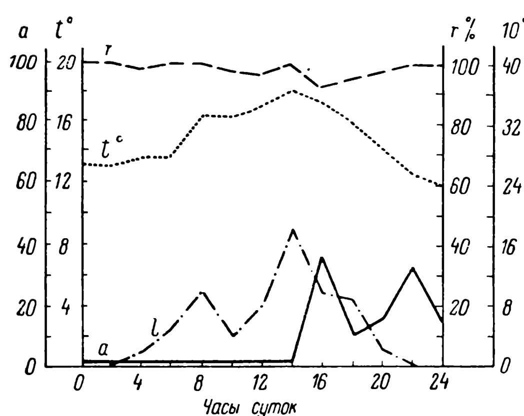


Рис. 3. Суточный ход вскрывания пыльников *Betula nana* 8 июля 1969 г.

Обозначения те же, что на рис. 1.

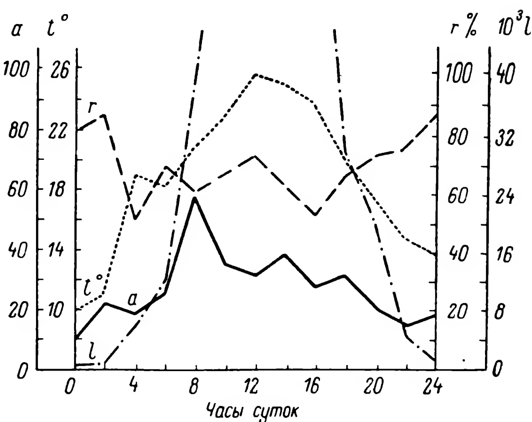


Рис. 4. Суточный ход вскрывания пыльников *Betula nana* 12 июля 1969 г.

Обозначения те же, что на рис. 1.

лось. В «ночные» часы вскрывание пыльников продолжалось (рис. 1). Низкая температура воздуха (—2—0°) в сочетании с мелким моросящим дождем задерживала вскрывание готовых пыльников в ночные и утренние часы. Пыление в таких случаях начинается после прекращения дождя вслед за повышением температуры воздуха (рис. 2). Сильный дождь препятствует вскрыванию пыльников даже при оптимальной температуре (рис. 3). В жаркую солнечную погоду при температуре воздуха 22—26° и относительной влажности воздуха 50% вскрывание пыльников тормозилось сухостью воздуха. При этом пыльники у березы карликовой вскрывались круглосуточно, но менее интенсивно, чем при оптимальных условиях (рис. 4).

На Полярном Урале в верховьях долины рек Соби и Ельца береза карликовая опылялась перекрестно с помощью ветра. При свободном цветении и опылении плоды завязывались у 89—96% цветков. В изоляторах плоды не завязывались. Однако переопыление в пределах одной и той же особи (гейтоногамия) не исключено вследствие гомогамности.

Заключение

Широкая экологическая амплитуда цветения и опыления, обилие пыльцы, круглосуточное насыщение ею воздуха, длительное функционирование пестичных сережек, доступность генеративных органов потокам воздуха, а также произрастание березы почти сомкнутыми зарослями — все это способствует перекрестному ветроопылению и обеспечивает богатую семенную продуктивность березы карликовой в суровых условиях Полярного Урала. Выявленные антэкологические особенности наряду с ранее изученными эколого-биологическими приспособлениями позволили березе карликовой стать растением-эдификатором в ерниковой тундре и вообще занять господствующее положение в южной подзоне кустарниковых тундр.

ЛИТЕРАТУРА

Барыкина Р. П., Л. В. Кудряшев. (1973). Анатомическое исследование гипоарктических кустарников *Betula exilis* Sukacz. и *Betula nana* L. Бот. ж., 58, 3. — Бейдеман И. Н. (1954). Методика фенологических наблюдений при геоботанических исследованиях. — Бейдеман И. Н. (1960). Изучение фенологии растений. Полевая геоботаника, 2. — Вахтина Т. В. (1964а). Особенности развития основных видов кустарников тундровой зоны и использование их в оленеводстве. Автореф. дисс. — Вахтина Т. В. (1964б). Динамика урожайности и использование листьев некоторых кормовых кустарников тундры в оленеводстве. Проблемы Севера, 8. — Воробьева Т. И. (1959). Некоторые данные по формированию корневой системы березы пушистой, березы бородавчатой, березы извилистой и березы карликовой в процессе индивидуального развития. Бюлл. МОИП, отд. биол., 64, 6. — Кудряшев Л. В., Р. П. Барыкина, Л. Н. Пугачева. (1973). Формирование стланиковой формы куста у гипоарктических кустарников *Betula exilis* Sukacz. и *Betula nana* L. Бот. ж., 58, 1. — Нифонтова М. Г. (1970). Суточная динамика потенциального фотосинтеза *Betula nana* и *Arctous alpina* в условиях лесотундры. В сб.: Продуктивность биогеоценозов Субарктики. УФАН. — Полозова Т. Г. (1962). Семенное возобновление *Betula nana* в лесотундре Большеземельской тундры. Бот. ж., 47, 9. — Полозова Т. Г. (1964). Биология и экология ерника *Betula nana* L. в Восточноевропейской лесотундре. Автореф. дисс. — Полозова Т. Г. (1966). К биологии и экологии карликовой березки *Betula nana* L. в Восточноевропейской лесотундре. В кн.: Приспособление растений Арктики к условиям среды. — Пономарев А. Н. (1954). Экология цветения и опыления злаков и люцерны. Бот. ж., 39, 5. — Пономарев А. Н. (1960). Экология цветения и опыления злаков. Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 1. — Шамурин. В. Ф. (1958). О суточном ритме и экологии цветения некоторых арктических растений. Бот. ж., 43, 8. — Шамурин В. Ф. (1966а). Арктические пустыни и тундровая зона. В кн.: Методы фенологических наблюдений при ботанических исследованиях. — Шамурин В. Ф. (1966б). Сезонный ритм и экология цветения растений тундровых сообществ на севере Якутии. В кн.: Приспособление растений Арктики к условиям среды. — Юрцев Б. А. (1966). Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. Комаровск. чтения, 19.

Пермский
государственный университет.

Получено 16 V 1974.

УДК 581.5+581.44 : 582.571.2 (234.8)

В. Т. Царева

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ПОБЕГООБРАЗОВАНИЕ У *JUNCUS TRIFIDUS* L. В ХИБИНСКИХ ГОРАХ

V. T. TSAREVA. PROPAGATION AND SHOOT FORMATION IN *JUNCUS TRIFIDUS* L. IN KHIBINI MOUNTAINS

В работе рассматриваются особенности побегообразования *Luncus trifidus* L., а также его фитоценотическая приуроченность и распространение. В Хибинах это растение приурочено преимущественно к трем типам местообитаний — осыпям различного механического состава, скальным обнажениям и кустарничково-лишайниковым тундрам. В формировании побегов ситника выделяются три фазы: закрытой почки, закрытой растущей почки-побега, удлиненного генеративного побега. Монокарпические побеги ситника трехраздельного безрозеточные, с укороченным основанием, экстравагинальные, моноциклические, третьего года зацветания.

Биолого-морфологические исследования, особенно изучение малого и большого жизненных циклов развития растений, являются перспективным направлением. Это хорошо показано в работах Т. А. Работнова (1950), И. Г. Серебрякова (1947, 1954а, 1955, 1962, и др.), Т. И. Серебряковой (1965, 1971, 1972), А. А. Уранова (1960) и др.

Знание биологии и морфологии растений представляет большой интерес не только для углубленного понимания сущности видов, но и помогает объяснению многих сторон их фитоценотических взаимоотношений. Кроме того, оно имеет значение при решении вопросов интродукции и акклиматизации, показывая пути приспособления растений к условиям существования.

Биология лесных и тундровых растений Заполярья изучена недостаточно. Имеющиеся работы (Жуйкова, 1958, 1959, 1962; Вихирева-Василькова, 1962, 1966; Гаврилюк, 1966; Полозова, 1966, 1970; Дервиз-Соколова, 1966, 1967; Шилова, 1967; Скиткина, 1974, и др.) посвящены выявлению особенностей роста и развития в основном наиболее распространенных кустарничков и травянистых растений.

Объектом наших исследований был ситник *Juncus trifidus*. Наблюдения за ростом и развитием этого вида проводились на территории Полярно-альпийского ботанического сада, находящегося в 120 км севернее полярного круга в Хибинских горах. Хибинский горный массив расположен в западной части Кольского полуострова, в пределах северной подзоны тайги.

Значительная часть территории сада-заповедника покрыта горной тундрой, расположенной на высоте 450—700 м, отдельные пятна ее встречаются на высоте до 950 м над ур. м. (Медведев, 1964). Участок для наблюдений был выбран на крутом (30°) склоне южной экспозиции Ботанического цирка г. Вудъяврчорр (котловина в горе в форме амфитеатра) на высоте около 650 м над ур. м. Он представляет собой каменистую осыпь со скальными выступами. Такие осыпи обычны для крутых склонов Ботанического цирка. Растительность их небогата. Наиболее распространенным растением здесь является *Juncus trifidus*. Рост и развитие ситника изучались на 30 этикетированных особях. Кроме того, по методике Серебрякова (1947, 1954б) проводился сбор гербарного материала. Для изучения малого и большого жизненных циклов дважды в месяц выкапывались 10—15 разновозрастных особей. В эти же сроки фиксировались в спирте небольшие участки дерновин для изучения почек возобновления.

Мы определяли диаметр и форму дерновины, положение зоны кущения по отношению к поверхности почвы, подсчитывали количество вегетативных и генеративных побегов, определяли направление их роста, длину и степень сохранности листьев, число междоузлий и их длину, развитие корневой системы и степень отмирания дерновины. Изучение морфологии проростков и почек возобновления проводилось под бинокулярной лупой (МБС-1). При просмотре почек возобновления учитывались их линейные размеры, общее число зачатков, наличие соцветий. Была предпринята попытка учесть возраст дерновин *J. trifidus*. Поскольку ежегодно на корневище образуется только одна зона кущения, возраст дерновины можно определить путем подсчета этих зон.

Ареал *Juncus trifidus*, судя по данным «Арктической флоры СССР» (т. 4, 1963) и «Флоры Мурманской области» (т. 4, 1954), довольно обширен. На территории СССР в Арктике распространение его прослеживается от Мурмана, где он встречается повсеместно и часто, до Большеземельской тундры, где он отмечен в немногих пунктах; обычен на Полярном Урале; есть указание о нахождении его на побережье Обской и Тазовской губ, в низовьях р. Пуры; вне Арктики распространен на Кольском полуострове, изредка — в Карельском Поморье, часто встречается в высокогорьях Урала, по среднему течению р. Оби, на Алтае, в Кузнецком Алатау, в западных и центральных Саянах и на Енисейском кряже.

В зарубежной Арктике *J. trifidus* обычен на п-ове Лабрадор, на юге Баффиновой земли, на обоих побережьях Гренландии, к югу от 72° с. ш. Повсеместно встречается в Исландии, арктической Скандинавии. В умеренных широтах нередок в приатлантических районах Северной Америки (от Лабрадора до крайнего северо-востока США), на севере Великобритании, в горах Скандинавии, в лесной части финской Лапландии. Изредка встречается у берегов Ботнического залива. Обычен в горах Средней и Южной Европы.

Таким образом, *J. trifidus* является амфи-атлантическим, аркто-альпийским видом (Hultén, 1950, 1958).

В Хибинах *J. trifidus* приурочен в основном к верхней полосе горно-тундрового пояса, где тяготеет к каменисто-мелкоземистым осыпям (на склонах различной крутизны), лишенным сомкнутого растительного

покрова. Однако он обычен и в кустарничково-лишайниковых тундрах в сообществах закрытого типа. Довольно часто *J. trifidus* встречается на скалах, укореняясь в различного рода трещинах и микропонижениях, заполненных мелкоземом. По щебнистых склонам и речным аллювиям ситник спускается в лесной пояс. Встречается он и в горной арктической пустыне на плато, но не часто.

Наиболее характерны для *J. trifidus* три типа местообитаний: 1) осыпи, различные по механическому составу (мелкоземистые, щебнистые, каменистые, песчано-галечные и др.); 2) скальные обнажения и 3) кустарничково-лишайниковые тундры.

Растительность осыпей обычно представлена отдельными группами растений (пятнами) и одиночными особями. Набор видов, произрастающих на осыпях, весьма ограничен. В основном это горно-тундровые растения, типичные для осыпей, среди которых *J. trifidus* является наиболее распространенным. В таких местообитаниях ситнику сопутствуют *Papaver lapponicum*, *Silene acaulis*, *Oxytropis sordida*, *Oxyria digyna* (пониженной жизненности), *Phyllodoce coerulea*, *Harrimanella hypnoides*, *Dryas octopetala*, *Carex bigelowii*, *Salix lanata*, *S. reticulata*, *Betula nana*; они приурочены к более влажным понижениям на скальных выступах. Видовой состав мхов и лишайников беден: *Polytrichum hyperboreum*, *P. commune*, *Cetraria nivalis*, *C. islandica*, *Cladonia mitis*. Именно в таких местообитаниях *J. trifidus* обладает самой высокой жизненностью: побеги достигают наибольшей высоты (25—28 см), образуются крупные, четко оформленные дерновины, развивается мощная корневая система.

Скальные обнажения. В отличие от сообществ *J. trifidus* в Исландии, где ситник избегает каменистых местообитаний (Ingram, 1958), в Хибинских горах он довольно часто распространен на скалах, скальных уступах, каменистых склонах совместно с *Antennaria dioica*, *Saxifraga caespitosa*, *S. oppositifolia*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Arenaria pseudofrigida*, *Festuca ovina*, *Luzula spicata*, *Oxytropis sordida*, *Silene acaulis*, *Dryas octopetala*, *Vaccinium vitis-idaea*.

Кустарничково-лишайниковые тундры в Хибинах занимают среднюю часть горно-тундрового пояса и приурочены к относительно сухим местообитаниям (крутым склонам гор, повышенным участкам склонов и т. д.). Здесь доминируют: *Empetrum hermaphroditum*, *Dryas octopetala*, *D. punctata*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*. Сопутствующими видами являются *Festuca ovina*, *Deschampsia flexuosa*, *Carex bigelowii*, *Juncus trifidus*. Из лишайников преобладают: *Cetraria nivalis*, *Cladonia alpestris*, *C. gracilis* var. *chordalis*. В подобных сообществах *J. trifidus* постоянно присутствует, но не обилен. Жизненность его на задернованных участках заметно снижена: уменьшается высота побегов (15—18 см), становятся мельче дерновины, теряются их четкие границы.

Ситник трехраздельный единично встречается в горной арктической пустыне на плато (1100 м над ур. м.). Видовой состав здесь крайне беден, мхи и лишайники растут небольшими куртинками, а сосудистые растения — отдельными экземплярами, покрытие едва достигает 1—5% (Чернов, 1953). Для флоры плато характерны *Luzula arcuata*, *Silene acaulis*, *Cardamine bellidifolia*, *Saxifraga oppositifolia*, *Harrimanella hypnoides*, *Rhacomitrium microcarpum*, *Rh. lanuginosum*, *Andreaea rupestris*, *Cetraria islandica*, *C. nivalis*. На камнях селятся лишайники из родов *Gyrophora* и *Rhizocarpon*. *Juncus trifidus* не является постоянным спутником этих растений (на некоторых плато он совсем отсутствует), и его жизненность в таких местообитаниях заметно подавлена.

В небольших количествах ситник можно встретить на песчано-галечных берегах рек, отмелях и на морском побережье, где он растет вместе с *Luzula spicata*, которая является постоянным сопутствующим видом. В таких условиях *J. trifidus*, так же как и на осыпях горно-тундрового пояса, развивается довольно хорошо.

Ситник трехраздельный образует крупные, плотные дерновины с многочисленными, сравнительно невысокими, сизовато-зелеными побегами

(5)7—23(28) см высоты. Побеги удлиненные, большинство из них (80—95%) проходят полный цикл развития. На побеге имеются низовые (обычно 4), переходные (2), стеблевые (1—2) и прицветные (1—2) листья. Соцветие немногоцветковое (1—3 цветка). Монокарпические побеги ситника характеризуются озимым типом развития, длительность их жизненного цикла около 2.5 лет.

Почки возобновления находятся в базальной укороченной части материнского побега, расположенной у поверхности почвы или же на неболь-

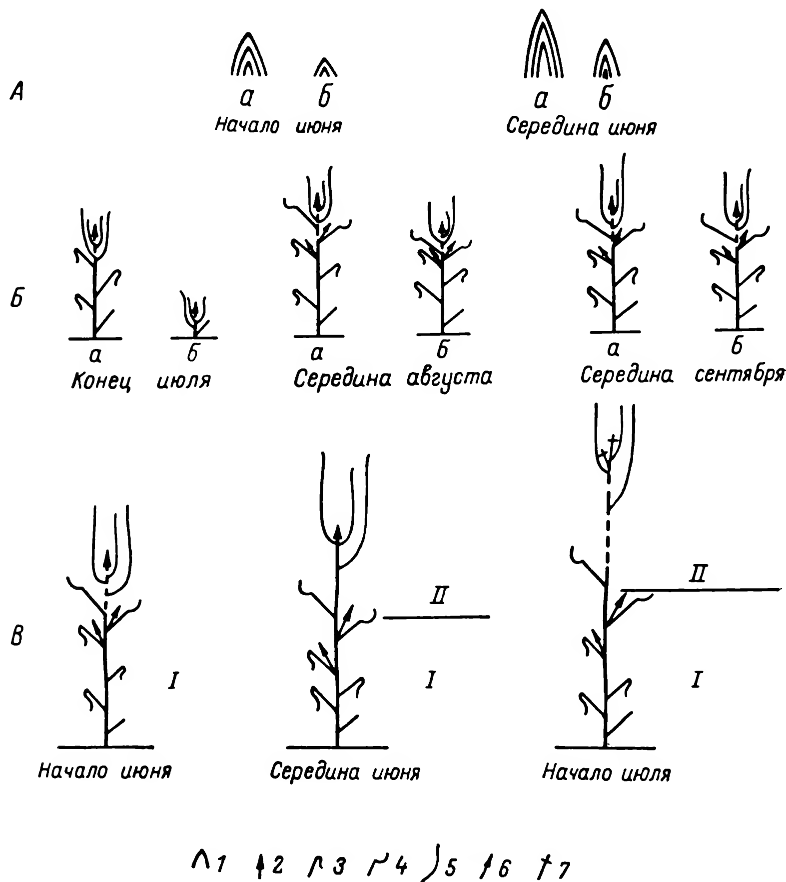


Рис. 1. Схема развития побега *Juncus trifidus*.

А — фаза закрытой почки, *Б* — фаза почки-побега, *В* — фаза удлиненного побега, I — укороченные междоузлия, II — удлиненные междоузлия; *1* — зачаток листа, *2* — предлист, *3* — чешуевидный лист, *4* — переходный лист, *5* — зеленые листья, *6* — почка, *7* — цветок; *а* — нижняя почка, *б* — верхняя почка.

шой глубине (0.5 см). Как правило, на побеге образуются 2 почки: первая (нижняя) — в пазухе 4-го чешуевидного и вторая (верхняя) — в пазухе 1-го переходного листа. Встречаются побеги, у которых развивается только одна нижняя почка возобновления. У молодых растений (имматурных и молодых генеративных) в период, когда процесс формирования дерновины (кущение) идет особенно интенсивно, на периферических побегах иногда появляется третья почка возобновления, расположенная в пазухе 3-го чешуевидного листа, т. е. ниже первой. Почки возобновления у ситника закрытые, закладываются они на материнском побеге (как дочерние) в конце лета за год до того, как этот материнский побег станет генеративным (рис. 1, *Б*). В начале июня следующего года, т. е. только через 10 месяцев, они становятся видимыми под бинокулярной лупой (длина их в это время составляет доли миллиметра) и начинают интенсивно расти (рис. 1, *А*). Нижняя почка обычно крупнее верхней и имеет большее число зачатков соответственно 3 и 2.

К концу июля нижняя почка достигает длины 10 мм и более, верхняя — 6—8 мм. Увеличиваясь в размерах, они прорывают кроющие листья. По существу это уже не почки, а закрытые растущие почки-побеги (Серебрякова, 1971). Нижняя почка-побег имеет полностью сформированные предлист, 3 чешуевидных листа и 2—4 листовых зачатка, междоузлия почки-побега укороченные. Верхняя растущая почка-побег, расположенная в пазухе переходного листа, развита слабее и имеет предлист и 3 листовых зачатка (рис. 1, *Б*). В это время верхушки почек-побегов приобретают клиноапогеотропное направление роста (Федоров и др., 1962), а основания их становятся плагиотропными.

В течение августа происходят дальнейший рост и развитие почек-побегов: формируются 2 переходных листа, появляются стеблевые листья, несколько увеличиваются в размерах нижние междоузлия (0.25—0.5 мм), закладываются почки возобновления следующего порядка. Перед уходом под снег (середина сентября) нижняя почка-побег достигает 30—40, верхняя — 25—35 мм. В них полностью сформированы все чешуевидные и переходные листья. Предлист представляет собой жесткую двукилевую чешуйку, 2.5—3.5 мм длины; 2—4-й низовые листья также жесткие, сходные по форме. Размеры их увеличиваются от 4—6 мм у 2-го листа до 7—15 мм у 4-го.

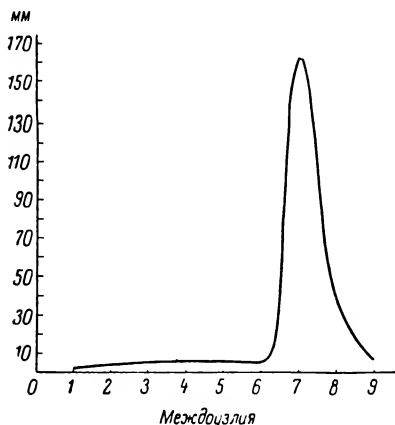


Рис. 2. Изменение длины междоузлий побега *Juncus trifidus*.

Переходные листья также очень жесткие, влагалища их (от 18—22 до 19—24 мм) по длине значительно превышают пластинки (от 2—4 до 3—7 мм), основания плотно охватывают стебель. Полностью сформированы все 6 укороченных междоузлий. Значительных размеров достигают растущие стеблевые (21—34 мм) и прицветные (2.5—11 мм) листья. Если осень теплая и влажная (как в 1974 г.), то длина растущих стеблевых листьев иногда значительно превышает длину переходных листьев и верхушки их, высунувшиеся из сомкнутых влагалищ переходных листьев, зелеными уходят под снег. В верхушечной почке в это время закладываются элементы цветков. В таком состоянии закрытая растущая почка-побег зимует.

С сентября по май происходит небольшое увеличение размеров почек-побегов; видимых морфологических изменений не наблюдается.

Весной третьего года жизни побега еще под снегом или сразу же после схода снега (в 1-й декаде июня) начинается интенсивный рост. Окончательно формируются остальные укороченные междоузлия (4—6-е), достигая от 0.3—0.5 до 0.4—0.8 мм (рис. 1, *В*). Начинает развиваться первое удлиненное междоузлие (7-е), но размеры побегов в это время увеличиваются в основном за счет роста стеблевых листьев. К началу июля этого года побеги полностью сформированы (рис. 1, *В*).

На побеге хорошо различимы две зоны: зона укороченных междоузлий с чешуевидными и переходными листьями и зона удлиненных междоузлий со стеблевыми и прицветными листьями. На первой хорошо заметны дочерние почки-побеги, которые на следующий год станут генеративными. Вторая зона состоит из трех длинных междоузлий (рис. 2), причем самое нижнее достигает наибольшей величины (до 140 мм). Стеблевые и прицветные листья полуцилиндрические, желобчатые, в верхней части плоские, относительно длинные — 45—85 мм. Влагалища их прочные, долго не разрушаются после отмирания побега. Соцветие головчатое, цветки (1—3) мелкие.

С конца июля начинаются изменение окраски и подсыхание побегов, и в начале сентября они становятся желтовато-бурыми. В середине сен-

тября, а иногда и раньше открываются коробочки, но семена ещё некоторое время не высыпаются. К этому времени удлиненная часть побега окончательно подсыхает, соломина вместе с коробочкой легко отламывается, часть семян рассеивается вблизи материнского растения, остальные либо разносятся ветром, либо смываются потоками воды вниз по склону.

Таким образом, в формировании монокарпического побега *Juncus trifidus* можно выделить три фазы: закрытой почки, закрытой растущей почки-побега, удлиненного генеративного побега. Фаза закрытой почки продолжается 10 месяцев (с конца лета первого года до начала лета второго года). Фаза закрытой растущей почки-побега начинается в июле второго года жизни и заканчивается в июне третьего года, т. е. длится почти год. Фаза удлиненного генеративного побега охватывает весь вегетационный сезон третьего года жизни побега, т. е. четыре месяца.

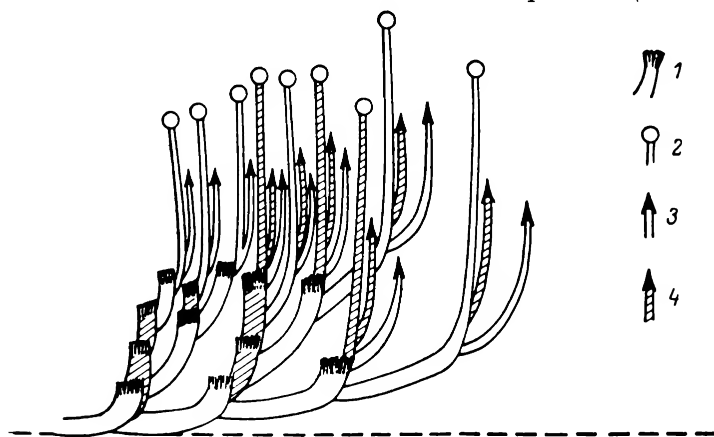


Рис. 3. Схема ветвления побегов *Juncus trifidus*.

1 — остатки побегов прошлых лет, *2* — удлиненный генеративный побег, *3* — нижняя почка-побег, *4* — верхняя почка-побег.

Большинство побегов проходит полный цикл развития, лишь небольшая часть по еще не выясненным причинам не образует цветков. Все побеги с полным циклом развития однотипные: безрозеточные с укороченным основанием, т. е. со сближенными междоузлиями в основании побега (Серебрякова, 1971), по типу ветвления — экстравагинальные, по длительности жизненного цикла — моноциклические, третьего года зацветания (Серебрякова, 1971).

Ветвление монокарпических побегов начинается по существу на втором году жизни, в фазе закрытой растущей почки-побега. Тип ветвления — базитонный. Необходимо обратить внимание на различное назначение почек возобновления. Нижняя почка всегда сохраняет направление роста основного корневища (рис. 3), верхняя же образует побег, который дает начало новому, боковому корневищу, расположенному несколько выше основного. Те и другие корневища состоят из укороченных участков монокарпических побегов разных лет и образуют длинные и узкие «цепочки». Дерновина *Juncus trifidus* представляет собой симподиальную систему таких «цепочек» (разных порядков), расположенных ярусами; несмотря на экстравагинальный тип строения и ветвления побегов, дерновины ситника оказываются плотными. Это связано с тем, что плагиотропные участки побегов очень короткие (1.5—4.0 мм), а углы, образующиеся между материнскими и дочерними побегами, небольшие (20—45°).

ЛИТЕРАТУРА

Вихирева-Василькова В. В. (1962). О почках возобновления арктических растений. Бот. ж., 47, 8. — Вихирева-Василькова В. В. (1966). Морфолого-анатомические особенности растений арктической тундры Якутии. В кн.:

Приспособление растений Арктики к условиям среды. — Гаврилюк В. А. (1966). К биологии растений юго-востока Чукотского полуострова. В кн.: Приспособление растений Арктики к условиям среды. — Дервиз-Соколова Т. Г. (1966). Анатомо-морфологическое строение *Salix polaris* Wahl. и *S. phlebophylla* Anderss. Бюлл. МОИП, отд. биол., 71, 2. — Дервиз-Соколова Т. Г. (1967). О стланниковом характере роста деревянистых растений на примере *Salix viminalis* L. Научн. докл. высш. школы, Биол. науки, 11 (47). — Жуйкова И. В. (1958). Морфогенез шпалерного кустарника — альпийской толокнянки *Arctous alpina* (L.) Nied. в условиях Хибинских гор. Бот. ж., 43, 9. — Жуйкова И. В. (1959). О некоторых особенностях роста и развития видов *Vaccinium* в условиях Хибинских гор. Бот. ж., 44, 3. — Жуйкова И. В. (1962). Биолого-морфологические особенности роста и развития сиббальдии распростертой (*Sibbaldia procumbens* L.) и лапчатки Кранца (*Potentilla crantzii* (Crantz) Beck.) в условиях Хибинских гор. Вопросы ботаники и почвоведения в Мурманской области. — Медведев П. М. (1964). Роль тепла и влаги для жизни растений в трудных климатических условиях. — Полозова Т. Г. (1966). К биологии и экологии карликовой березки (*Betula nana* L.) в восточно-европейской лесотундре. В кн.: Приспособление растений Арктики к условиям среды. — Полозова Т. Г. (1970). Биологические особенности *Eriophorum vaginatum* L. как кочкообразователя (по наблюдениям в тундрах Таймыра). Бот. ж., 55, 3. — Работнов Т. А. (1950). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. БИН АН СССР, сер. 3, Геоботаника, 6. — Серебряков И. Г. (1947). О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов. Вестн. МГУ, 6. — Серебряков И. Г. (1954а). Биолого-морфологический и филогенетический анализ жизненных форм покрытосеменных. Уч. зап. Моск. гор. пед. инст., 37, каф. бот., 2. — Серебряков И. Г. (1954б). О методах изучения ритмики сезонного развития растений в геоботанических стационарах. В кн.: Доклады на совещании по стационарным геоботаническим исследованиям. — Серебряков И. Г. (1955). Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., 40, 3. — Серебряков И. Г. (1962). Экологическая морфология растений. — Серебрякова Т. И. (1965). Жизненные формы лесных и луговых рыхлокустовых злаков и возможные пути их эволюции. Бюлл. МОИП, отд. биол., 70, 6. — Серебрякова Т. И. (1971). Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. — Серебрякова Т. И. (1972). Учение о жизненных формах растений на современном этапе. В кн.: Итоги науки и техники, сер. Ботаника. — Скиткина А. А. (1974). Морфо-биологические особенности видов рода *Saxifraga* L. Кольского полуострова. Автореф. дисс. — Толмачев А. И. (1963). Арктическая флора СССР, 4. — Уранов А. А. (1960). Жизненное состояние вида в растительном сообществе. Бюлл. МОИП, 65, отд. биол., 3. — Федоров Ал. А., М. Э. Кирпичников, З. Т. Артюшенко. (1962). Атлас по описательной морфологии высших растений. — Флора Мурманской области. (1954), 2. — Чернов Е. Г. (1953). Карта растительности Кольского полуострова в масштабе 1 : 1 000 000 с пояснительным текстом. Отчет, фонды Полярно-альпийского ботанического сада Кольского филиала АН СССР. — Шилова Н. В. (1967). Приспособление вечнозеленых кустарничков к условиям севера. Типы формирования вегетативного побега у андромедовых. — Hultén E. (1950). Atlas över växt ernas utbredning i norden. — Hultén E. (1958). The amphi-atlantic plants and their phytogeographical connections. — Ingram M. (1958). The ecology of the Cairngorms. IV. The *Juncus* zone: Juncus trifidus community. J. ecol., 46, 3 : 707—737.

Полярно-альпийский
ботанический сад-институт,
г. Кировск Мурманской обл.

Получено 25 I 1975.

УДК 531.3 : 634.056 : 582.475 (571.511)

Н. В. Ловелиус

ОЦЕНКА ДИНАМИКИ СЕЗОННОГО ПРИРОСТА *LARIX DAHURICA* TURCZ. В ЛЕСНОМ МАССИВЕ АРЫ-МАС (ТАЙМЫР, 72°30′ с. ш.)

N. V. LOVELIUS. EVALUATION OF SEASONAL ACCRETION DYNAMICS OF *LARIX DAHURICA* TURCZ. IN FOREST MASSIF ARY-MAS (TAIMYR PENINSULA, 72°30′ N. LAT.)

Изучение темпов роста лиственницы даурской в его многолетнем ходе (по годичным кольцам деревьев) на северной и верхней границах леса посвящена обширная литература. В то же время информация о ходе роста лиственницы в период вегетации в лесных островах Крайнего Севера

крайне ограничена. Мы провели наблюдения за подростом лиственницы во время комплексных биогеографических и геоботанических исследований, выполнявшихся по Международной биологической программе. Частично результаты этих исследований самого северного на Земле лесного массива Ары-Мас уже опубликованы (Норин и др., 1971; Lovelius, 1972; Ignatenko и др., 1972; Игнатенко и др., 1973; Ловелиус и др., 1973; Адаменко, Ловелиус, 1974).

Наблюдения за ростом лиственницы в период вегетации дают правильное представление о временной и пространственной изменчивости прироста деревьев и факторах, ее обусловливающих. В экспедиционный сезон 1972 г. мы вели наблюдения за фенологическим развитием листвен-

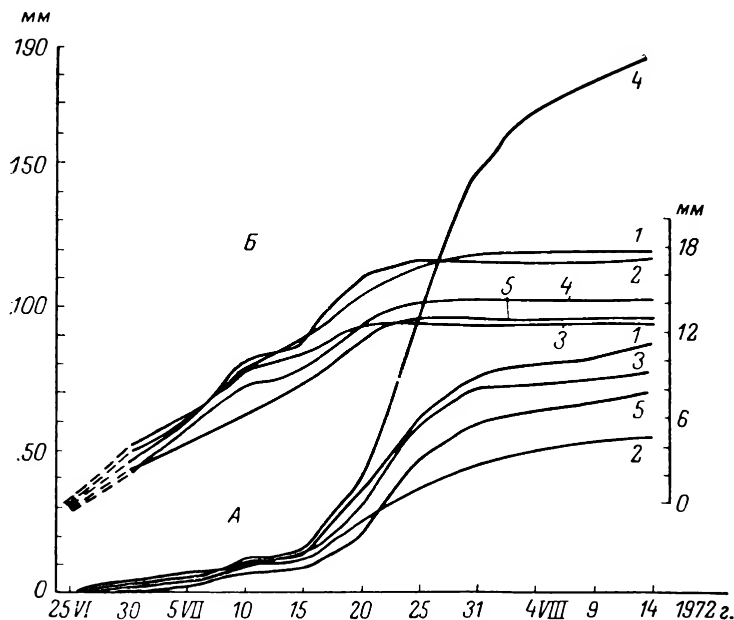


Рис. 1. Прирост побегов главной оси (*А*) и боковых ветвей (*Б*) у подроста лиственницы даурской в лесном массиве Ары-Мас в различных местообитаниях.

1 — на бровке коренного берега р. Новой; 2 — в лиственничном редколесье на склоне южной экспозиции; 3 — в лиственничной редине на плакоре; 4 — в лиственничной редине на склоне северной экспозиции; 5 — в лиственничном редколесье на плакоре. *На оси абсцисс* — даты наблюдений; *на левой оси ординат* — прирост главной оси; *на правой оси ординат* — прирост побегов боковых ветвей.

ницы с момента перехода температур от минусовых к положительным и разрушения снежного покрова, т. е. от первых признаков начала вегетации и до ее окончания. В предыдущие годы проводилось изучение возобновления, запаса фитомассы и возрастной структуры лиственничных редин и редколесий Ары-Маса, причем значительное внимание было уделено возобновлению лиственницы на основных элементах рельефа с детальной характеристикой мест обитания. Выявилось, что большое количество подроста имеет повреждения, часть из них в отдельные годы не дает прироста в высоту, широко распространено отмирание верхушечного побега и замещение его одной из боковых ветвей кроны. На рис. 1 приведена диаграмма состояния подроста лиственницы в лесном массиве на валиково-полигональных формах микрорельефа. Предпринятый нами сплошной перечет подроста показал, что здоровый подрост, не имеющий повреждений, составляет всего лишь 47.3% от общего количества; подрост имеющий поврежденный в различные годы побег главной оси, который замещается одной из боковых ветвей, составляет 41.4%, а деревца, не имеющие прироста в высоту, в данном году — 11.3%.

Для выявления основных этапов в динамике роста побегов главной оси и боковых ветвей в типичных местообитаниях было отобрано по 5 моделей подроста, за которыми проводились наблюдения один раз в пятидневку (за подрост нами принимались деревца лиственницы в диапазоне высот от 20 до 150 см). Измерения проводились штангенциркулем на размеченных побегах кроны и побегах главной оси. Из рассмотрения не исключался подрост, имевший ранее следы перехвата (замещения) вершин. На рис. 1 приведены кривые роста верхушечного побега (*А*) и боковых ветвей (*Б*); основой для построения кривых роста верхушечного побега в каждом местообитании являются данные измерений по пяти экземплярам лиственницы; для характеристики прироста боковых ветвей использованы данные по 10 побегам с каждой кроны или по 50 побегам для каждого местообитания. Всего в рассмотрение включено 25 лиственниц,

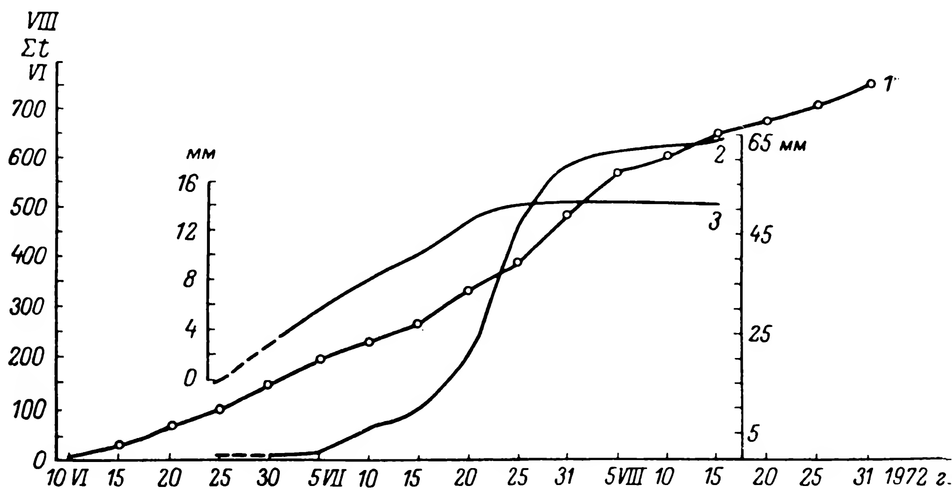


Рис. 2. Ход роста побегов, температуры с нарастающим итогом и прироста лиственницы даурской.

1 — сумма температур; *2* — прирост главной оси; *3* — прирост боковых ветвей. *На оси абсцисс* — даты наблюдений; *на левой оси ординат* — сумма температур с нарастающим итогом с 10 VI по 31 VIII; *на средней ординате* — прирост боковых ветвей; *на правой ординате* — прирост побегов главной оси.

отчетливо отражающих одинаковый ход роста при несколько отличающихся абсолютных величинах прироста. Такое сходство в ходе кривых прироста главной оси и боковых ветвей дает основание построить для тех и других побегов обобщенные типовые кривые роста как средние из всей совокупности измерений (рис. 2, *2*, *3*). Анализ данных по приросту главной оси показывает, что основная масса прироста побега формируется в пятидневки от 15 VII, 20 VII, 25 VII, 31 VII, что указывает на чрезвычайно короткий отрезок времени формирования побегов главной оси. Практически к концу июля прекращается прирост лиственницы в высоту (рис. 2, *2*). Несколько иной ход имеет рост боковых побегов: темп роста более плавный от начала вегетации и до 20 VII — прирост боковых побегов практически прекращается несколько раньше, чем прирост в высоту. Таким образом, представляется возможность проследить почти «взрывной» характер прироста в высоту и плавный ход роста боковых ветвей. Этот результат проливает свет на то обстоятельство, что связи прироста годичных колец с характеристиками солнечной активности и температурами обнаружены только для июля. Причем более тесная связь прироста обнаруживается с температурами июля предшествующего года и с характеристиками корпускулярного излучения Солнца данного года. На основании выявленных связей можно проследить (по приростам деревьев) за колебаниями температур июля и показателями солнечной активности более чем на два столетия в прошлое. Однако эти возможности

сейчас нами не рассматриваются, так как предполагается подготовить специальное сообщение по этому вопросу.

Наблюдения за развитием лиственницы на Ары-Масе показали, что во многих местообитаниях она начинает вегетировать еще до полного схода снежного покрова и до оттаивания почвы; обращает на себя внимание тот факт, что сумма положительных температур к этому времени (рис. 2, *1*) бывает еще очень мала, но процесс вегетации идет полным ходом.

На основании изложенного можно заключить, что период наиболее активного роста побегов лиственницы на Ары-Масе весьма короток. Интенсивный рост побегов кроны заканчивается примерно на неделю раньше, чем рост главной оси, и 3/4 длины побегов успевает сформироваться за три пятидневки июля. Кроме того, почти абсолютное сходство в типе кривых формирования прироста лиственницы в резко различающихся местообитаниях (по типу почв, фитоценотической обстановке, характеру микро-, мезо- и нанорельефа, глубинам сезонного протаивания и накоплению снега, микроклиматическим условиям и т. д.) дает основание утверждать, что ход кривых роста лиственницы сохраняет однотипный характер за период вегетации, хотя абсолютные величины прироста у особей разных мест обитания и бывают различны.

ЛИТЕРАТУРА

Адаменко В. Н., Н. В. Ловелиус. (1974). Сезонное оттаивание многолетнемерзлых грунтов в бассейнах р. Пясины и р. Хатанги (Таймыр). Тр. Главн. геофизич. обсер., 339 : 98—106. — Игнатенко И. В., А. В. Кнорре, Н. В. Ловелиус, Б. Н. Норин. (1973). Запасы фитомассы в типичных растительных сообществах лесного массива Ары-Мас. Экология (Свердловск), 3 : 36—43. — Ловелиус Н. В. (1973). Направление ветра и прирост деревьев. Изв. ВГО, 105, 4 : 365—367. — Ловелиус Н. В., Б. Н. Норин, А. В. Кнорре. (1972). Ритмические колебания прироста стволовой древесины лиственницы даурской на северном пределе распространения (Ары-Мас, Таймыр, 72°30′ с. ш.). Изв. ВГО, 104, 5 : 391—393. — Норин Б. Н., И. В. Игнатенко А. В. Кнорре, Н. В. Ловелиус. (1971). Растительность, почвы лесного массива Ары-Мас (Таймыр). Бот. ж., 56, 9 : 1272—1388. — Ignatenko I. V., A. V. Knorre, N. V. Lovelius, B. N. Norin. (1972). Standing crop in plant communities at the station Ary-Mas. International Biological Programme (IBP). Tundra biome. April 1972 : 140—149. — Lovelius N. V. (1972). Reconstruction of the course of meteorological processes on the basis of the annual tree ring along the nothern and altitudinal forest boundaries. International Biological Programme (IBP). Tundra biome. April 1972 : 248—260.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 5 III 1974.

УДК 581.45 : 582.893

М. Г. Пименов, Л. И. Сдобнина

ОСОБЕННОСТИ АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ ЧЕРЕШКА ЛИСТА У ВИДОВ *SESELI* L. И ИХ ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

M. G. PIMENOV, L. I. SDOBNINA. PECULIARITIES OF ANATOMICAL STRUCTURE OF LEAF PETIOLE IN SPECIES OF *SESELI* L. AND THEIR TAXONOMIC SIGNIFICANCE

Описано анатомическое строение черешков 40 видов рода *Seseli* (*Umbelliferae*), относящихся к различным секциям. Полученные данные свидетельствуют о приуроченности черешков определенной структуры к внутриродовым подразделениям этого полиморфного рода. Это позволяет ввести петиолярные признаки в диганозы и ключи для определения видов и секций *Seseli*.

Известно, что среди других признаков вегетативных органов наибольшее таксономическое значение в семействе зонтичных получили особенности внутреннего строения черешков. Петиолярные признаки благодаря их стабильности в пределах вида и определенной корреляции с признаками плода часто могут служить диагностическими при определении и разграничении таксонов разного ранга в пределах этого семейства (Матюшенко, 1949; Козо-Полянский, 1950; Раменская, 1950; Тамамшян, 1952; Кикнадзе, 1955). Так, например, в роде *Angelica* L. строение черешка (форма поперечного сечения, расположение проводящих пучков, наличие или отсутствие полости, характер механической ткани) оказалось достаточно константным в пределах подродов и секций этого рода (Пименов, 1970). В роде *Peucedanum* L. хорошо отличаются по строению черешков секции *Selinoides* DC. и *Peucedanum* (Тюрина, 1973). При пересмотре систематики родов *Seseli* L. и *Libanotis* Hill (последний мы считаем секцией рода *Seseli*) нами (Пименов, Сдобнина, 1975) также использовались петиолярные признаки. Оказалось, что строение черешков в роде *Seseli* достаточно разнообразно и обнаруживает определенную приуроченность к внутриродовым подразделениям.

Нами было проведено сравнительное анатомическое изучение черешков 40 видов *Seseli*. Для сопоставления отдельных видов и внутриродовых таксонов мы использовали поперечные срезы со средней части черешков прикорневых листьев. Именно в этой части, как показывает сравнительный анализ срезов, сделанных на разном уровне (через влагалище, в нижней, средней и верхней частях черешка, в нижней, средней и верхней частях главного рахиса пластинки листа), строение черешка наиболее постоянно и типично для каждого вида (рис. 1 и 2). Представленные в данной работе схемы поперечных срезов черешков составлены на основании изучения специально зафиксированных нами листьев живых растений в районах их естественного распространения. Материал собран во время экспедиций в Среднюю Азию, на Кавказ, в Забайкалье, на Урал, а также в Подмосковье. Лишь для немногих видов использовался достоверно определенный гербарный материал.

На анатомических срезах черешков нами фиксировались следующие признаки.

Форма сечения черешка. Черешки всех изученных нами видов *Seseli* имеют билатеральное строение, даже если внешне они практически округлые. В отличие от других родов (например, *Angelica*, подрод *Archangelica* (Hoffm.) Maxim.) здесь не наблюдается черешков совершенно циклического строения. На поперечных срезах почти округлых черешков (например, *S. unicaule* (Korov.) M. Pimen., *S. ponticum* Lipsky, *S. pallasii* Bess.) можно легко различить абаксиальную и адаксиальную стороны — на последней проводящие пучки значительно мельче по размеру, чем на абаксиальной стороне. Черешки видов *Seseli* различаются по наличию или отсутствию выемки с адаксиальной стороны: в первом случае они могут быть U-образные и треугольные в сечении, во втором — округлые.

Наличие или отсутствие внутренней полости. У большинства видов черешки плотные, полые же встречаются обычно у тех видов, которые имеют и полые стебли (*S. condensatum* (L.) Reichb. и др.). Внутренняя полость неправильной формы, прослеживается вдоль всего черешка и рахиса (рис. 1, *A*).

Одревеснение центральной паренхимы наблюдается лишь у некоторых видов. Другие виды имеют неодревесневшую паренхиму в центральной части черешка.

Расположение проводящих пучков. Проводящие пучки делятся на периферические и центральные; у многих видов последних вообще нет. Все периферические пучки коллатерального типа, иногда пучки соединяются попарно; центральные пучки — амфивазальные.

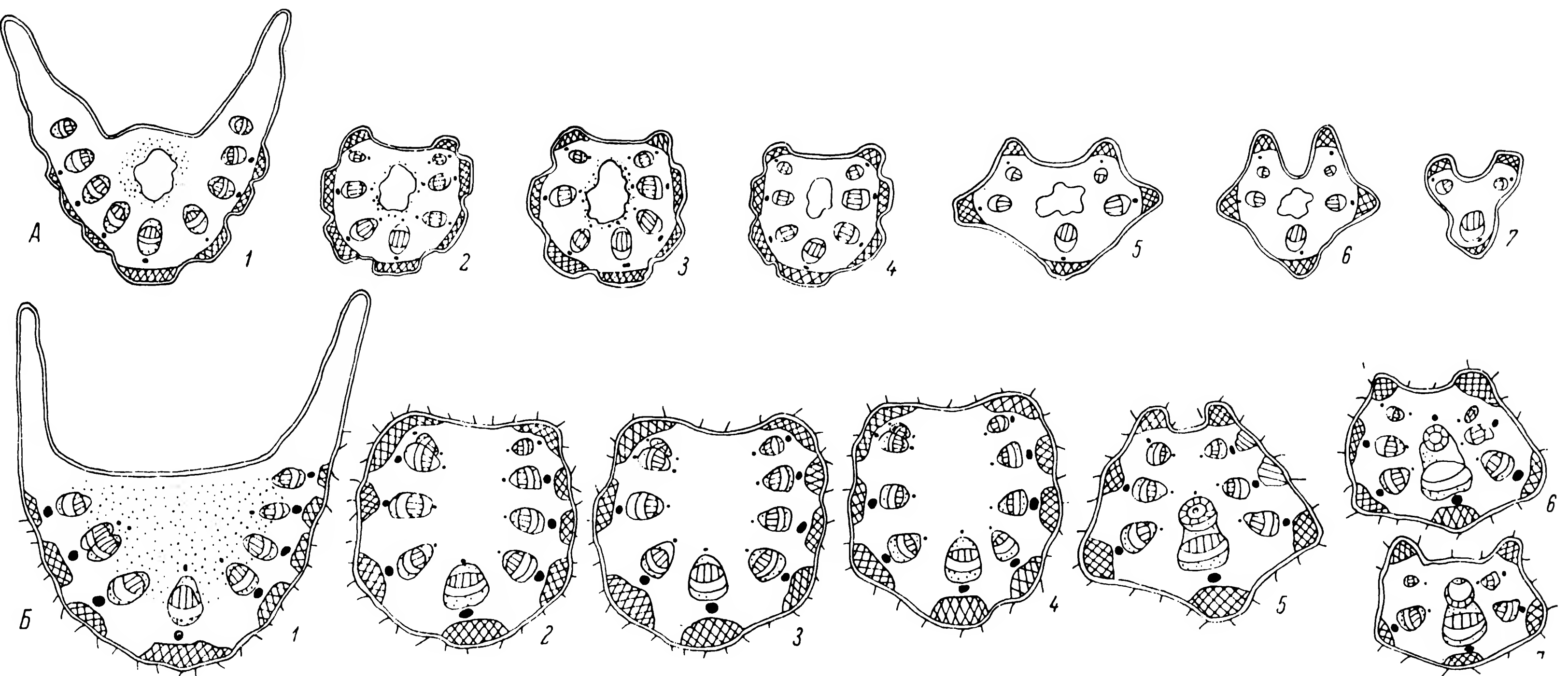


Рис. 1. Схемы анатомического строения влагалища (*1*), черешка (*2—4*) и рахиса (*5—7*) листа *Seseli condensatum* (*А*) и *S. lehmannianum* (*Б*).

Н а л и ч и е м е х а н и ч е с к о й т к а н и в п у ч к а х. Пучки большинства видов состоят из флоэмы, обращенной кнаружи, ксилемы, обращенной вовнутрь черешка, а также механической ткани (склеренхимы), которая окружает ксилему и флоэму. Однако некоторые виды (например, *S. mucronatum* (Schrenk) M. Pimen. et Sdobn., *S. glabratum* Willd. ex Schult.) не имеют механических влагалищ, окружающих проводящие элементы пучка.

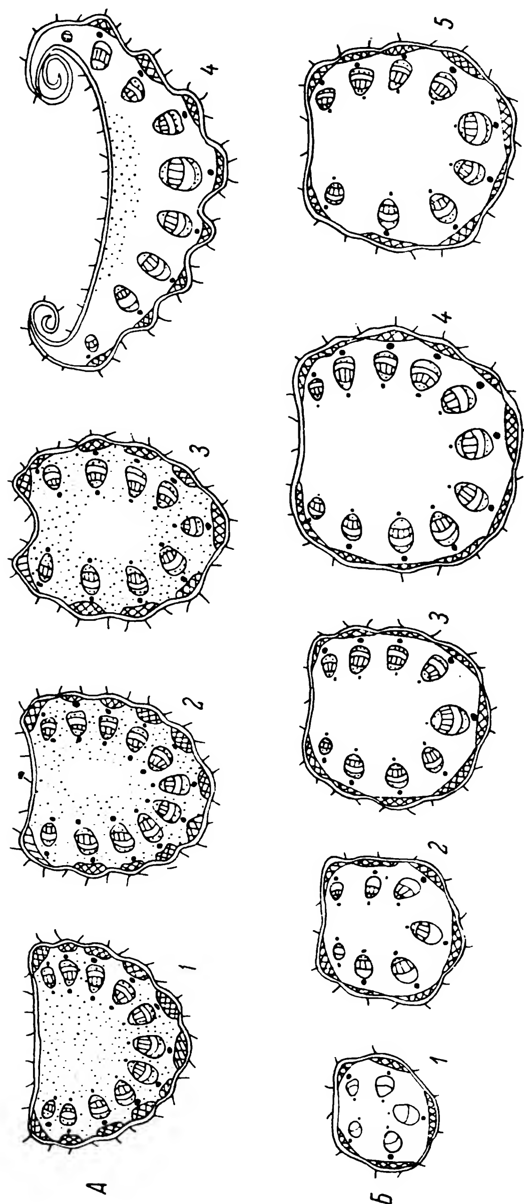


Рис. 2. Схемы анатомического строения черешков листьев разного уровня у *Seseli schrenkianum* (*А*) и особей разного возрастного состояния у *S. lehmannianum* (*Б*).

Р а с п о л о ж е н и е с е к р е т о р н ы х к а н а л ь ц е в. Наличие секреторных канальцев, присутствующих в различных органах, в том числе и в черешках, — характерная особенность анатомического строения зонтичных. На поперечных срезах черешков относительно крупные секреторные канальцы, как правило, расположены около колонок колленхимы. Кроме того, секреторные канальцы могут регулярно встречаться у части видов с адаксиальной стороны проводящих пучков.

О п у ш е н н о с т ь отмечалась нами как при внешнем осмотре, так и на поперечных срезах черешков. Волоски, как правило, одноклеточные.

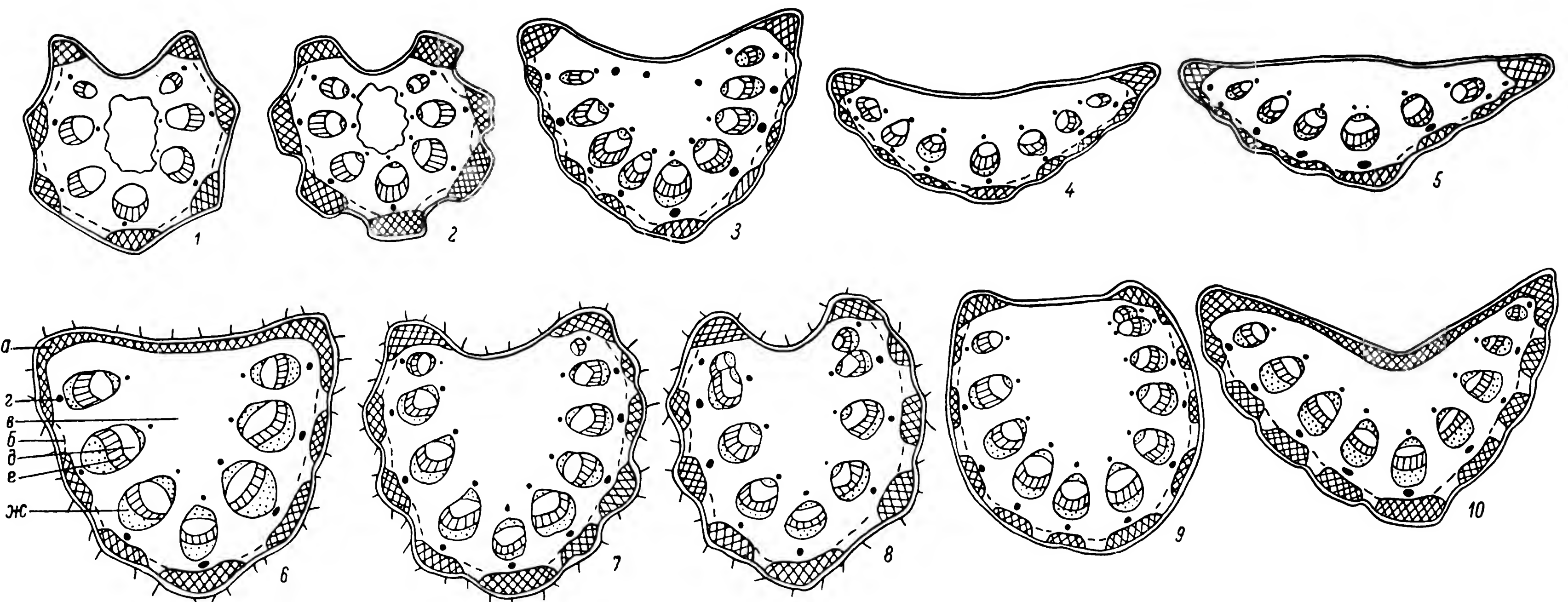


Рис. 3. Схемы поперечных срезов черешков листа видов *Seseli*.

1 — *S. mucronatum*, 2 — *S. condensatum*, 3 — *S. talassicum*, 4 — *S. calycinum*, 5 — *S. setiferum*, 6 — *S. libanotis*, 7 — *S. schrenkianum*, 8 — *S. seseloides*, 9 — *S. krylovii*, 10 — *S. buchtormense*. *а* — колленхима, *б* — хлоренхима, *в* — основная паренхима, *г* — секреторные канальцы, *д* — ксилема проводящего пучка, *е* — флоэма проводящего пучка, *ж* — склеренхима.

Ниже дается описание строения черешков большинства видов *Seseli*, встречающихся в СССР: виды расположены в систематическом порядке.

Sect. *Condensatae* M. Pimen. et Sdobn.

К секции *Condensatae* мы относим четыре вида флоры СССР: *S. condensatum* (L.) Reichb., *S. mucronatum* (Schrenk) M. Pimen. et Sdobn., *S. talassicum* (Korov.) M. Pimen. et Sdobn., *S. seravschanicum* M. Pimen. et Sdobn. Первые два относятся к подсекции *Condensata*, вторые — к подсекции *Pachypleuroides* (Schischk.) M. Pimen. et Sdobn. *S. condensatum* (рис. 3, *2*) и *S. mucronatum* (рис. 3, *1*) имеют черешки одинакового строения (Пименов, Сдобнина, 1973) — с выемкой с адаксиальной стороны, полые, без центральных пучков, голые, без механической ткани в пучках, с секреторными канальцами около колленхимы и с адаксиальной стороны пучков. Близкие викарные виды подсекции *Pachypleuroides*: *S. talassicum* (рис. 3, *3*) и *S. seravschanicum* имеют черешки в сечении почти треугольной формы, без внутренней полости, по остальным признакам сходные с видами подсекции *Condensatae*.

Sect. *Pseudolibanotis* (Schischk.) M. Pimen. et Sdobn.

Сюда относятся два вида, эндемичных для Средней Азии (Зап. Тянь-Шань), — *S. setiferum* M. Pimen. et Sdobn. и *S. calycinum* (Korov.) M. Pimen. et Sdobn. Они имеют черешки сходного строения (рис. 3, *4*, *5*), не повторяющегося в других секциях рода *Seseli*; их основная особенность — форма поперечного сечения черешка. Вообще черешки листьев прикорневой розетки (стеблевых листьев у этих видов, как правило, нет) сравнительно короткие и пластинка листа почти «сидит» на расширенном влагалище. Черешки поэтому тоже расширены, в сечении плоские или плоско-треугольные. Выемка с адаксиальной стороны очень широкая, полости и центральных пучков черешки не имеют. Проводящие пучки с механическим влагалищем, около участков колленхимы и с адаксиальной стороны пучков есть секреторные канальцы. Паренхима в центральной части черешка не одревесневает.

Sect. *Libanotis* (Hill) Gren. et Godr.

Эта секция объединяет группу мезофильных видов, распространенных преимущественно в северной и горной частях ареала рода *Seseli*. Многие систематики и флористы выделяли виды этой группы в особый род *Libanotis*, основываясь преимущественно на степени рассечения листовой пластинки и характере конечных долей листа. В строении плодов типовой вид секции *S. libanotis* (L.) Koch не имеет почти никаких отличий от типового вида всего рода *Seseli* — *S. tortuosum* L. Тем более интересно сопоставление видов *Libanotis* и *Seseli* s. str. по строению черешков. К секции *Libanotis* мы относим следующие виды флоры СССР: *S. libanotis* (L.) Koch, *S. seseloides* (Turcz.) Hiroe, *S. schrenkianum* (C. A. Mey. ex Schischk.) M. Pimen. et Sdobn., *S. transcaucasicum* (Schischk.) M. Pimen. et Sdobn., *S. buchtormense* (Fisch.) Koch, *S. krylovii* (V. Tichom.) M. Pimen. et Sdobn. Все эти виды (рис. 3, *6—10*) имеют черешки с выемкой с адаксиальной стороны, плотные, без центральных проводящих пучков, без одревесневшей паренхимы в центральной части черешка. Секреторные канальцы расположены как около колонок колленхимы, так и с адаксиальной стороны проводящих пучков. Отдельные виды секции в строении черешков отличаются лишь опушенностью: черешки *S. buchtormense* и *S. krylovii* (рис. 3, *9*, *10*) голые, у остальных видов — опушенные.

Sect. *Sclerorhiza* M. Pimen. et Sdobn.

Выделенная нами секция *Sclerorhiza* объединяет значительную группу видов *Seseli*, распространенных в Средней Азии и Казахстане: *S. eriocarpum* (Schrenk) B. Fedtsch., *S. abolinii* (Korov.) Schischk., *S. mironovii*

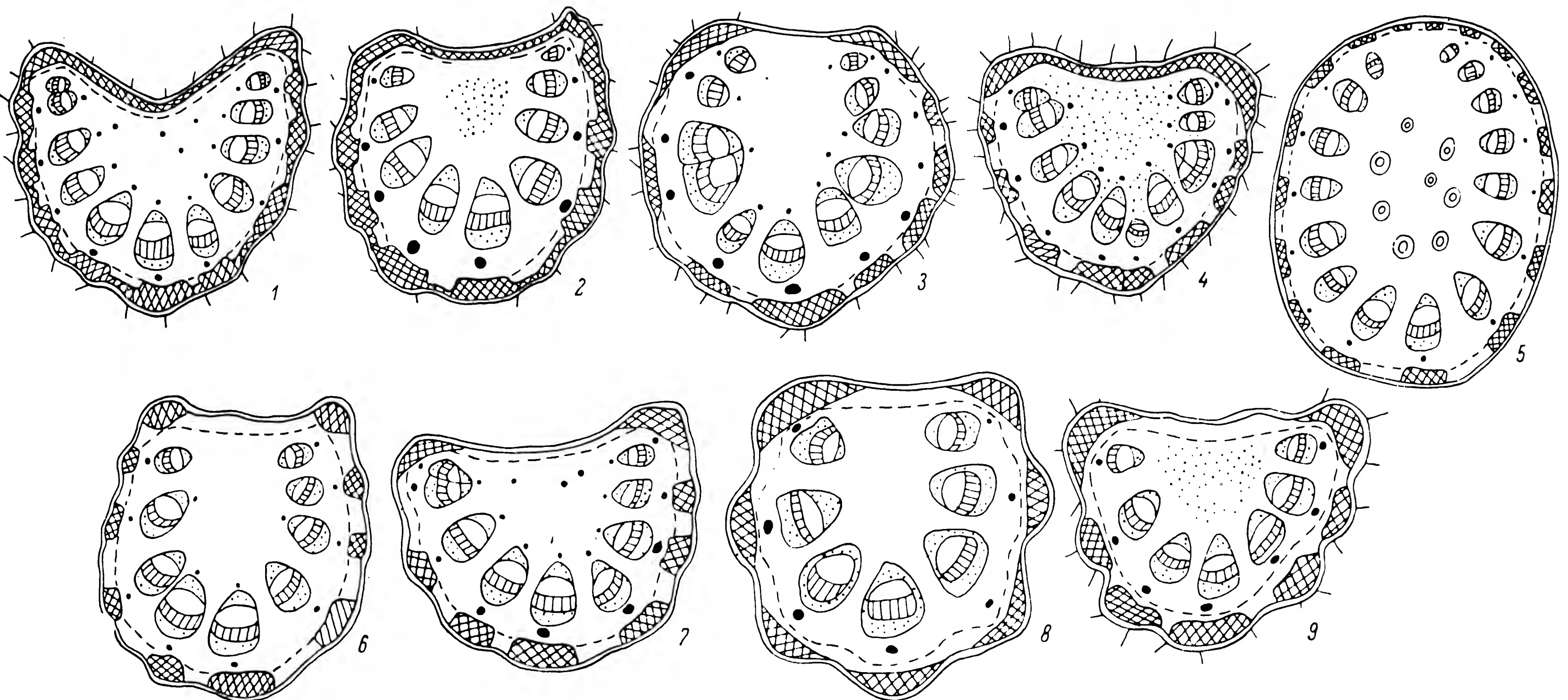


Рис. 4. Схемы поперечных срезов черешков листа видов *Seseli*.

1 — *S. abolinii*, 2 — *S. eriocarpum*, 3 — *S. incanum*, 4 — *S. iliense*, 5 — *S. unicaule*, 6 — *S. lehmannianum*, 7 — *S. nevskii*, 8 — *S. fasciculatum*, 9 — *S. luteolum*.

(Korov.) M. Pimen. et Sdobn., *S. marginatum* (Korov.) M. Pimen. et Sdobn., *S. incanum* (Steph.) B. Fedtsch., *S. iliense* (Regel et Schmalh.) Lipsky, *S. unicaule* (Korov.) M. Pimen., *S. nevskii* (Korov.) M. Pimen. et Sdobn., *S. lehmannianum* (Bunge) Boiss., *S. fasciculatum* Korov., *S. korovinii* Schischk., *S. luteolum* M. Pimen., *S. tenellum* M. Pimen. (рис. 4, *1—9*). Они имеют плотные в сечении, опушенные черешки без центральных проводящих пучков. В периферических проводящих пучках выражена механическая ткань, паренхима в центральной части черешка обычно значительно одревесневшая; в ней у всех видов, кроме *S. eriocarpum*, разбросаны секреторные канальцы. Форма черешка в сечении несколько различается у разных видов — она U-образная у *S. eriocarpum*, *S. abolinii*, *S. incanum*, *S. iliense*, треугольная — у *S. marginatum*. Можно отметить лишь частные особенности строения черешка у некоторых видов. Так, у *S. iliense* часто наблюдается слияние коллатеральных проводящих пучков, у *S. fasciculatum* отсутствуют секреторные канальцы в центральной части черешка. Выделяется по строению черешков лишь вид *S. unicaule* (рис. 4, *5*), по другим признакам во многом сходный с *S. lehmannianum* и иногда не выделяемый из последнего вида (Шишкин, 1950). У *S. unicaule* черешки имеют почти правильное концентрическое строение, в сечении они почти циклические, а выемка с адаксиальной стороны очень узкая. Но главное различие этих видов по строению черешков заключается в другом — черешки *S. unicaule* имеют многочисленные центральные концентрические амфивазальные пучки. Несмотря на это различие, секция *Sclerorhiza* по строению черешков листьев оказалась довольно однородной.

Sect. *Seseli*

Виды типовой секции рода *Seseli* (нами изучены петиолярные признаки *S. tortuosum* L., *S. ponticum* Lipsky, *S. petraeum* Bieb., *S. dichotomum* Pall., *S. rupicola* Woron.; рис. 5, *1—5*) имеют такие же черешки, как и представители секций *Sclerorhiza* и *Libanotis*: V- и U-образной формы, с выемкой с адаксиальной стороны, без полости и центральных пучков, со слегка одревесневшей паренхимой в центральной части. Разные виды отличаются по опушенности черешка. Кроме того, *S. ponticum* несколько отличается от других видов по форме поперечного сечения черешка — у него очень узкая и неглубокая выемка с адаксиальной стороны. У *S. dichotomum* наблюдается слияние проводящих пучков черешка.

Нами исследовано также строение черешка *S. glabratum* Willd. ex Schult. (рис. 5, *10*), *S. annuum* L. (рис. 6, *3*), *S. strictum* Ledeb. (рис. 6, *4*), *S. varium* Trev. (рис. 6, *5*) и *S. pallasii* Bess. (рис. 6, *6*), которые Б. К. Шишкин также относил к широко понимаемой им типовой секции рода *Seseli*.

Черешки *S. glabratum* в сечении пятиугольной формы, с выступающими ребрами, плотные, с узкой выемкой, голые. Пучки только периферические, состоят лишь из флоэмы и ксилемы без механической обкладки. В центральной части черешка паренхима сильно одревесневающая. Секреторные канальцы только около колонок колленхимы.

S. annuum и *S. strictum* Б. К. Шишкин относил к одному ряду *Strictae* Schischk. Однако в строении их черешков при сходной общей форме поперечного сечения наблюдается ряд различий. Черешки *S. annuum* в отличие от черешков *S. strictum* имеют внутреннюю полость, опушение, а также секреторные канальцы с адаксиальной стороны пучков. Эти различия вместе с рядом других не позволяют считать *S. annuum* и *S. strictum* столь близкими, чтобы их можно было отнести к одному географическому ряду. У *S. varium* черешки с широкой неглубокой выемкой, V-образной формы, с сильно выраженными ребрами, в остальном сходные с черешками *S. strictum*.

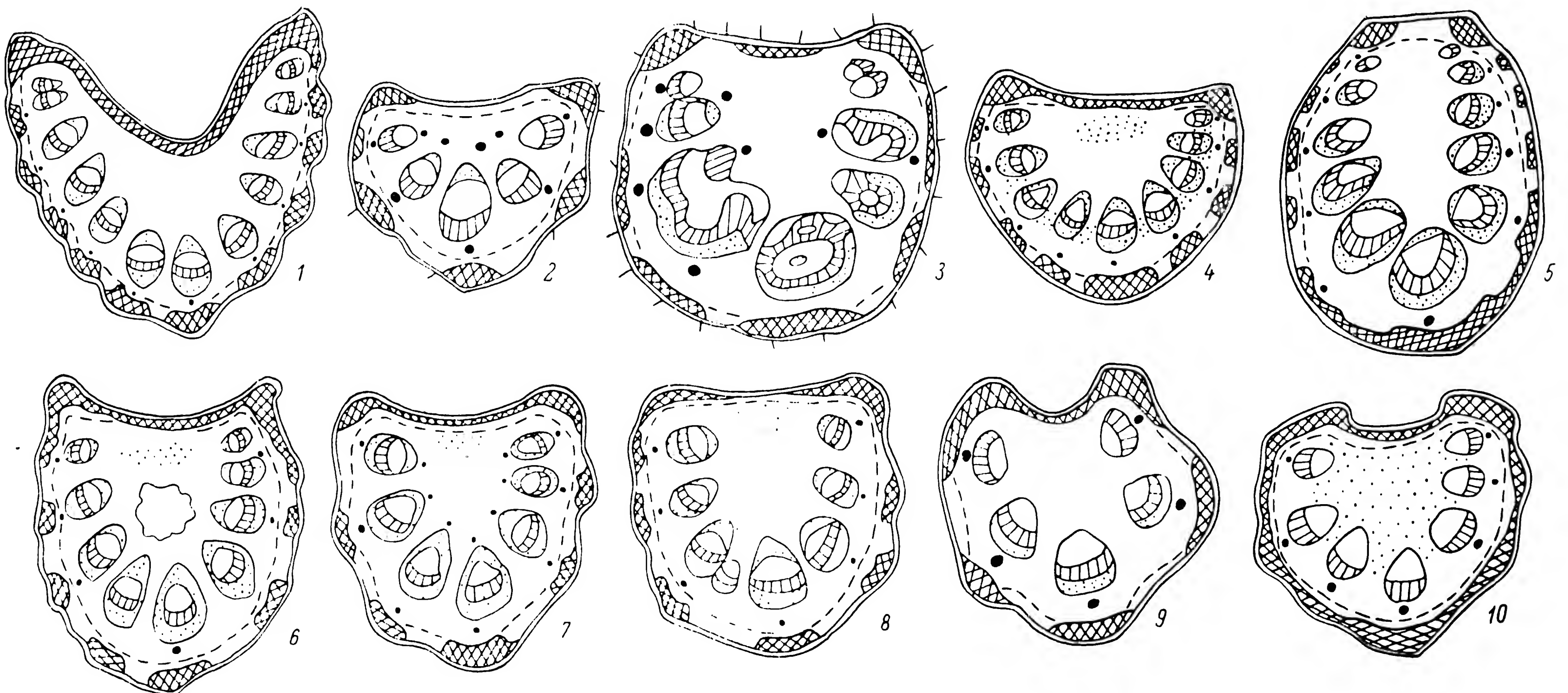


Рис. 5. Схемы поперечных срезов черешков листа видов *Seseli*.

1 — *S. tortuosum*, 2 — *S. petraeum*, 3 — *S. dichotomum*, 4 — *S. rupicola*, 5 — *S. ponticum*, 6 — *S. coronatum*, 7 — *S. asperulum*, 8 — *S. sessiliflorum*, 9 — *S. valentinae*, 10 — *S. glabratum*.

Sect. *Macrostylopodium* Schischk.

Эта небольшая, очень естественная секция объединяет виды, распространенные в Восточном и Южном Казахстане, а также в прилегающих районах Киргизии. Мы изучили строение черешков трех видов — *S. coronatum* Ledeb., *S. asperulum* (Trautv.) Schischk. и *S. sessiliflorum* Schrenk (рис. 5, *6—8*). Черешки этих видов U-образной формы, плотные, со слегка одревесневающей паренхимой в центральной части. Проводящие пучки с мощным механическим влагалищем, секреторные канальцы расположены около колонок склеренхимы, а у *S. asperulum* — также и с адаксиальной стороны проводящих пучков. Сходное строение имеют черешки *S. valentinae* M. Pop. (рис. 5, *9*), таксономически близкой к видам секции *Macrostylopodium*.

Sect. *Hippomarathroides* DC. emend. Schischk.

Секция *Hippomarathroides*, согласно трактовке Шишкина (1950), представлена двумя близкими викарными видами — европейским *S. hippomarathrum* L. и сибирским и североказахстанским *S. ledebouri* G. Don. Оба вида (рис. 6, *1—2*) имеют сходные по своему строению черешки U-образной формы, с хорошо выделяющимися ребрами, неглубокой выемкой с адаксиальной стороны, периферическими пучками, сильно развитой механической обкладкой. Отличаются эти виды лишь степенью опушения черешка, более опушенного у *S. ledebouri*, почти голого у *S. hippomarathrum*.

Sect. *Lomatopodium* (Fisch. et C. A. Mey.) Schischk.

Мы исследовали строение черешков двух видов этой небольшой секции, эндемичной для Казахстана, Туркмении и Дагестана, а именно *S. eriocephalum* (Pall.) Schischk. и *S. jomuticum* Schischk. (рис. 6, *7—8*). Они имеют почти округлые в сечении, слабо ребристые черешки с узкой выемкой с адаксиальной стороны, без центральной полости. Проводящие пучки периферические и центральные. Периферические пучки коллатеральные, с хорошо выраженным склеренхимным влагалищем. Центральные пучки довольно крупные, амфивазальные, окружены склеренхимой. Секреторные канальцы развиты только около колонок колленхимы, относительно крупные.

Sect. *Pseudosilaus* Schischk.

Единственный вид этой секции *S. foliosum* (Somm. et Lev.) Manden. (рис. 6, *9*) имеет черешки U-образной формы в сечении, плотные, голые, со слегка выступающими ребрами, без центральных пучков. Периферические проводящие пучки без механической обкладки. Одревесневшая паренхима наблюдается только на небольшом участке около глубокой и узкой выемки с адаксиальной стороны. Секреторные канальцы относительно крупные, расположены как около колонок колленхимы, так и с адаксиальной стороны пучков.

Сравнивая разнообразие строения черешков в роде *Seseli* с ранее изученными родами зонтичных, и в частности с исследованным нами родом *Angelica*, мы можем констатировать, что диапазон изменчивости по этим признакам в роде *Seseli* сравнительно ограничен. Среди изученных видов нет таких, которые имеют О-образные в сечении черешки с радиальной симметрией, нет плотных циклических черешков без выемки.

Надо отметить, что внутреннее строение черешка мало связано со степенью рассеченности листовой пластинки. Так,например, сходная структура наблюдается у черешков листьев *S. tortuosum* и *S. libanotis* и близких к последнему видов секции *Libanotis*, которые, однако, значительно различаются по ширине конечных долей листа.

Полученные нами данные свидетельствуют о приуроченности черешков определенной структуры к некоторым секциям рода *Seseli*. Это позволяет ввести петиолярные признаки в диагнозы и ключи для определения внутриродовых таксонов и видов *Seseli*.

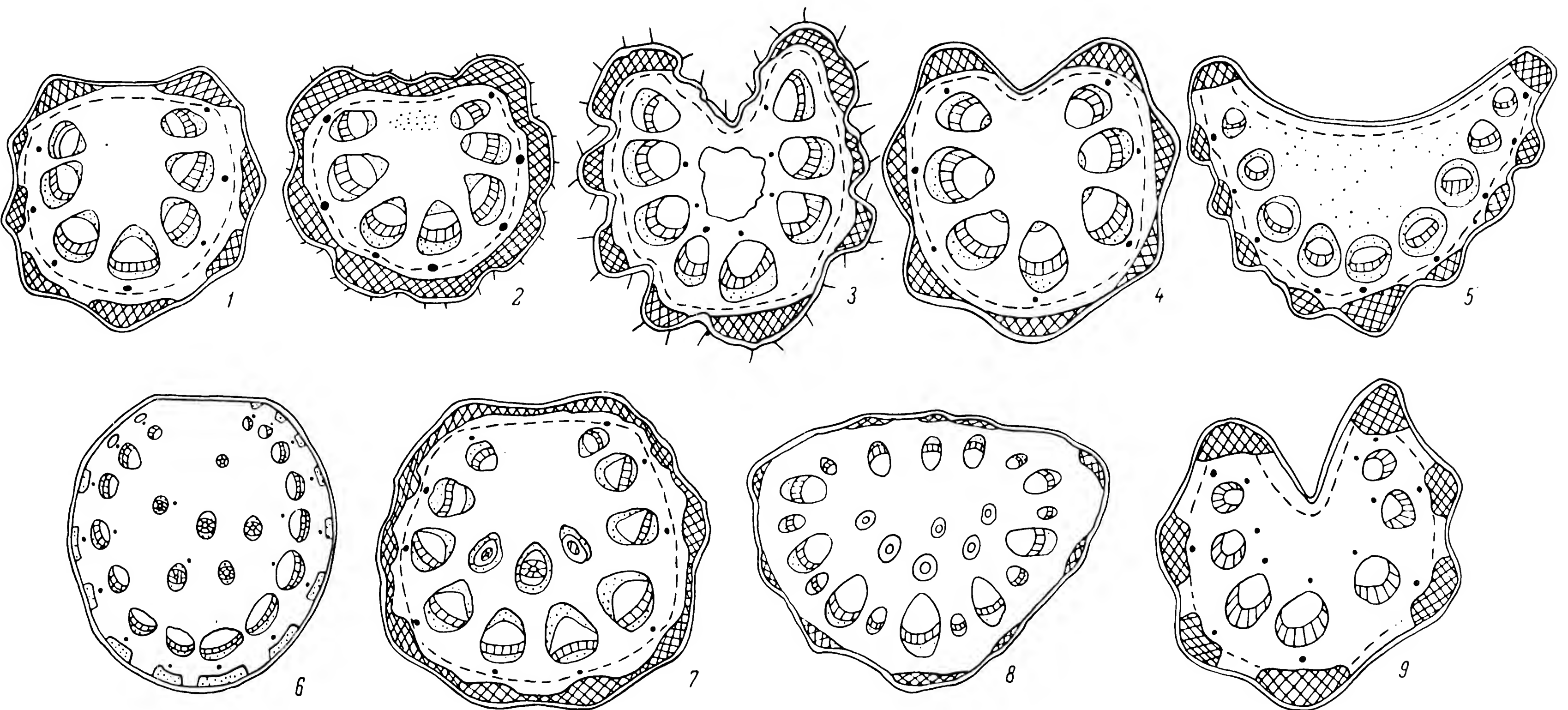


Рис. 6. Схемы поперечных срезов черешков листа видов *Seseli*.

1 — *S. hippomarathrum*, 2 — *S. ledebouri*, 3 — *S. annuum*, 4 — *S. strictum*, 5 — *S. varium*, 6 — *S. pallasii*, 7 — *S. eriocephalum*, 8 — *S. jomuticum*, 9 — *S. foliosum*.

ЛИТЕРАТУРА

Кикнадзе Г. С. (1955). Опыт изучения филогении *Umbelliferae* с использованием анатомического строения вегетативных органов. Канд. дисс. Л. — Козо-Полянский Б. М. (1950). Значение различных методов в систематике растений. Пробл. бот., 1 : 28—69. — Матюшенко А. Н. (1949). Значение строения черешков для систематики растений (на примере семейства зонтичных). В кн.: Работы НСО, Воронеж : 35—45. — Пименов М. Г. (1970). Анатомическое строение черешка видов рода *Angelica* L. и возможности его использования в систематике рода. Бюлл. МОИП, отд. биол., 75, 3 : 66—76. — Пименов М. Г., Л. И. Сдобнина. (1973). О систематическом положении *Pachypleurum mucronatum* (Schrenk) Schischk. Бюлл. МОИП, отд. биол., 78, 4 : 132—140. — Пименов М. Г., Л. И. Сдобнина. (1975). Материалы к систематике рода *Seseli* L. 1. Ревизия рода *Libanotis* Hill. Бот. ж., 60, 8. — Раменская В. М. (1950). К диагностике видов семейства зонтичных. Бюлл. МОИП, отд. биол., 60, 3. — Тамамшян С. Г. (1952). К вопросу о таксономической ценности черешка в семействе зонтичных. Бот. ж., 37, 1 : 77. — Тюрина Е. В. (1973). Анатомическое строение черешка у некоторых видов *Peucedanum*. Бюлл. Главн. бот. сада, 89 : 77. — Шишкин Б. К. (1950). *Umbelliferae*. Флора СССР, XVI.

Московский государственный университет.

Получено 7 V 1974.

УДК 634.01 : 634.0.351

И. С. Сафаров, О. Г. Мирзоев

ВЫСОКОГОРНЫЕ БЕРЕЗНЯКИ ЗАКАВКАЗЬЯ И ИХ ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

I. S. SAFAROV, O. G. MIRZOEV. HIGH-MOUNTAIN BIRCH FORESTS OF TRANS-CAUCASUS AND THEIR PHYTOCOENOTIC SPECIFICITIES

В статье описываются субальпийские березовые леса Восточного Закавказья (характер их распространения, лесоводственное значение, вопросы возобновления), приводятся результаты экспериментального анализа травяного покрова и прослеживаются изменения запаса подстилки в связи с возрастом древостоев в высокогорном березняке Конахкендского массива (с.-в. часть Большого Кавказа). Дается подробный геоботанический анализ фитоценозов, выделены основные структурные части биогеоценозов, парцелл и методом регистрационных точек определена площадь, занимаемая той или иной парцеллой в пределах биогеоценоза.

Н. И. Кузнецов (1909), касаясь истории развития высокогорной флоры Кавказа, писал, что лесная растительность высших горизонтов третичных гор Кавказа спустилась вниз под влиянием охлаждения климата. В районах сплошного оледенения древнейшая лесная растительность была уничтожена, и лишь отдельные представители сохранились в защищенных ущельях, чтобы в послеледниковый период снова занять покинутую ими территорию. Сказанное относится также и к березовым формациям высокогорий Кавказа.

Изучение современных естественных границ леса и лесной растительности имеет существенное теоретическое и практическое значение. Познание характера и причин изменения климатической границы лесов у верхних пределов их распространения имеет значение для обоснования мероприятий по восстановлению высокогорных лесов, имеющих огромное почвозащитное и водоохранное значение, кроме того, леса верхнего горного пояса первыми принимают на себя удары образующихся грязекаменных горных потоков, разрушительная сила которых во многом зависит от сохранности и жизнеспособности этих лесов.

Особое значение имеют березовые формации субальпийских лесов. На Малом Кавказе наибольший интерес представляют субальпийские березовые леса, расположенные у подножья горы Кяпаз на высоте 2000—2200 м над ур. м., где они приурочены к каменным завалам, образованным в результате крупного землетрясения (1139 г.), приведшего к значи-

тельному разрушению горы Кяпаз. Каменные глыбы и обломки занимают здесь большую площадь на северо-восточных склонах Кяпаза, огромная масса их скатилась вниз по ущельям на 20—25 км от подножья горы.

В этом районе на северо-западных склонах, где обломки скал образуют сплошной массив, преобладает береза с небольшой примесью сосны. На более крутых склонах по ущельям и их бортам сосна образует почти чистые насаждения с редкой примесью березы и других видов. Вследствие суровых природных условий и отсутствия почвенного покрова широколиственные породы почти не заходят в указанные сосново-березовые леса, благодаря чему березняки хорошо сохранились. По всей вероятности раньше сосново-березовые леса занимали здесь более обширные территории, но постепенно они были вытеснены широколиственными породами — дубом *Quercus makranthera*,[1] буком *Fagus orientalis* и другими.

В высокогорных березняках Восточного Закавказья распространены 3 вида березы: *Betula litwinowii*, *B. raddeana* и *B. pendula*. Л. И. Прилипко (1954) выделяет в березняках Азербайджана следующие типы березовых насаждений: березняк злаково-разнотравный, б. разнотравный и б. широкотравный; последний тип приурочен к более мезофильным условиям.

Березовые леса пользуются значительным распространением в высокогорной зоне соседнего Дагестана. По данным П. Л. Львова (1964), березняки занимают 18% всей лесопокрытой площади этой республики. Основные массивы березняков распространены у верхней границы леса, но они встречаются и на высоте 1000 м, редко спускаясь до предгорий (400—500 м). Наиболее распространены здесь смешанный березняк с подлеском из рододендрона с покровом из папоротника-орляка и березняк разнотравный злаковый.

В Западном Закавказье, как сообщают Л. Б. Махатадзе и Т. Ф. Урушадзе (1972), в зависимости от ориентации отдельных хребтов в сторону Черного моря и степени континентальности, доминантоспособность бука и березы подвергается сильному изменению; береза оказывается более устойчивой к континентальным условиям, чем бук. Последний проявляет значительную мезофильность и занимает склоны, обращенные к морю. Наряду с другими факторами определенную роль при этом играет, по-видимому, то, что береза, образуя многоствольные кусты, создает более устойчивую биогруппу и успешно выдерживает очень суровые условия высокогорья. Между тем Я. С. Медведев (1919), касаясь особенностей распространения березы в высокогорьях Кавказа, считает, что она предпочитает места более влажные, а в горах избегает южных сильно освещенных склонов.

Нами (Сафаров, 1972) прослежено, что по ущельям ряда рек Большого Кавказа (Белоканчай, Цалбанчай и т. д.) фрагменты березовых лесов спускаются до 800 м над ур. м. и вклиниваются в мезофильные приречные леса Колхидско-гирканского типа из ольхи бородатой *Alnus barbata*, *Pterocarya pterocarpa*, *Juglans regia*, *Castanea sativa*, *Diospyros lotus*, *Acer velutinum* и других пород. В экологическом отношении березняки характеризуются малой требовательностью к почвам. В основном они распространены на маломощных каменистых почвах и скалистых обрывах.

Характерными спутниками березовых лесов в верхнем горном поясе являются *Quercus macranthera*, *Populus tremula*, *Sorbus torminalis*, *Salix caprea*. На относительно мощных почвах развиваются более продуктивные березняки III бонитета, а на каменистых склонах низкобонитетные и низкоствольные насаждения IV—V классов бонитета.

В настоящее время внимание многих исследователей привлекают возрастные сукцессии производных биогеоценозов и связанные с ними биогеоценотические изменения. Вопрос о продуктивности травяного покрова рассматривается в ряде работ (Матвеева, 1954; Лавренко, 1955, 1961; Ремезова, 1957; Дылис, 1969, 1970; Уткин, 1970; Львов, 1973, и др.). Нами на стационарных пробных площадях была изучена динамика мерт-

[1] Латинские названия растений здесь и далее приводятся по «Флоре СССР».

вого и живого покровов в характерных для северо-восточной части Большого Кавказа березняках. Ниже мы остановимся на анализе полученных данных.

Краткая характеристика высокогорных березняков г. Бабадаг и методика исследования

В пределах Азербайджана наиболее уникальными и вместе с тем крупными высокогорными березовыми лесами являются Бабадагские. Гора Бабадаг расположена в северо-восточной части Большого Кавказа, наивысшая ее точка находится на высоте 3629 м над ур. м. Чистые березняки и смешанные березово-липовые и березово-дубовые леса занимают склоны различной экспозиции. Общая площадь их составляет 620 га, причем преобладают чистые березовые леса, которые приурочены к скалистым, крутым склонам — в пределах от 1800 до 2400 м над ур. м. На более или менее пологих склонах преобладают дуб восточный или липа кавказская. Отдельными группами встречается осина, единично клены — высокогорный, красивый и др. Из кустарников — малина, можжевельник, алыча и др. Береза достигает 12—15 м высоты, 18—22 (30—40) см в диаметре; на отдельных корнях встречается по 8—12 и более стволов высотой 6—10 (12) м.

Нам думается, что у верхней границы таких уникальных лесных массивов надлежит создавать защитные буферные зоны, вплоть до их полного ограждения. Это даст возможность не только сохранить ценные высокогорные фитоценозы от пастьбы, но и прослеживать изменение верхней границы леса в сторону субальпийского пояса.

В целях экспериментального изучения запасов подстилки и развития живого растительного покрова мы на четырех пробных площадях, заложенных в разновозрастных березняках на правом берегу р. Вельвеличай (северо-восточная часть Большого Кавказа) на высоте 1800 м над ур. м., провели детальный учет запаса подстилки и живого покрова.

В районе исследования среднемесячная температура июля 15°, зима умеренно холодная, среднемесячная температура января —4.8°. Безморозный период длится около 270 дней. Среднегодовое количество осадков равно 540 мм, вегетационный период продолжается 160—162 дня. На климатические условия северо-восточной части Большого Кавказа определенное положительное воздействие оказывает близость Каспия. Почва пробных площадей представлена в основном горно-лесными коричневыми разностями.

П р о б н а я п л о щ а д ь № 1 заложена в 20-летнем чистом березняке, где выделены 2 парцеллы: березово-разнотравная, занимающая 82.5%, и разнотравная в окне, занимающая 17.5% площади. Древостой одноярусный, средняя высота березы 4—5 м, максимальная — 7 м, средний диаметр на высоте груди 4 см; на 1 га приходится 9480 деревьев. В подлеске встречается *Rosa canina*. Травяной покров равномерный, развит хорошо в обоих парцеллах. Общая биологическая продуктивность надземной фитомассы травяного покрова в абсолютно сухом состоянии — 265.8 кг/га, запас подстилки 1544.0 кг/га.

П р о б н а я п л о щ а д ь № 2 заложена в 30-летнем березняке, где березово-разнотравная парцелла занимает 65.3% и разнотравная в окне 34.7% территории пробного участка. Древостой одноярусный. Средняя высота насаждения 6.5 м, максимальная — 9 м, средний диаметр березы 6 см. Биологическая продуктивность надземной фитомассы травяного покрова составляет 282.1 кг/га, запас подстилки — 1340.6 кг/га. После проведенной рубки ухода на этой пробе в расчете на га осталось всего 3560 экземпляров березы.

П р о б н а я п л о щ а д ь № 3 заложена в смешанном березняке 42 лет. Состав древостоя — 5Бр —4Гр1Д + Кл. Средняя высота березы 12 м, максимальная — 15 м, средний диаметр — 8 см. I ярус состоит из березы *Betula pendula*, II ярус образован дубом восточным *Quercus macranthera*, грабом кавказским *Carpinus caucasica*, кленом *Acer trautvet-*

teri. В подлеске встречаются ива козья *Salix caprea* и шиповник *Rosa canina*.

Доля участия отдельных парцелл от общих площадей проб составляет: березово-грабовая — 54.0%, березово-дубово-разнотравная — 23.4%, березово-ивовая — 4.0%, грабово-дубовая — 14.2%, дубово-кленовая — 4.4%.

Травяной покров развит слабо. Биологическая продуктивность его 186.6 кг/га, в то время как запас подстилки намного больше — 2361.6 кг/га.

Пробная площадь № 4 заложена в 47-летнем березняке смешанного состава, I ярус сложен березой поникшей, II — дубом, грабом, кленом. Состав древостоя — 6Бр2Гр2Д+Кл. Средняя высота березы 14 м, максимальная — 16 м, средний диаметр — 10 см. В подлеске также встречаются ива, шиповник и единично рододендрон кавказский.

Участие отдельных парцелл таково: березово-разнотравная — 48.2%, березово-грабовая — 15.0%, березово-дубовая — 11.0%, березово-ивовая — 8.2%, грабово-дубовая — 17.6%.

Травяной покров развит хорошо, фитомасса его составляет 225.7 кг/га, запас подстилки 1734.5 кг/га.

Показатели фитомассы всех четырех проб приводятся в табл. 1.

Для определения продуктивности травяного покрова в каждой парцелле березняков было взято по 8 укосных площадок размером 50×50 см. Скошенная масса высушивалась при температуре 105° и взвешивалась. Отбор образцов подстилки проводился в каждой парцелле исследуемого типа леса с помощью круглого металлического шаблона диаметром 30.5 см, в пределах каждой парцеллы отбиралось по 5—6 образцов подстилки; каждая проба разбиралась на фракции и высушивалась при 105°.

По нашим наблюдениям, ярусность древостоя выражена во всех парцеллах отчетливо — в первом ярусе преобладает береза, достигающая высоты 16 м (рис. 2), во втором — граб, дуб, в третьем ярусе — кустарники: шиповники, малина, можжевельник, алыча, в четвертом — травянистые многолетники.

Синузии мхов и лишайников развиваются в зависимости от полноты древостоя и сомкнутости травяного покрова.

В травяном покрове высокогорных березняков преобладают *Astrantia maxima*, *Galium valantioides*, *Psephellus hymenolepis*, *Vaccinium myrtillus*, *Carex caucasica*, *Bromus arvensis*, *Rubus vulgatus*, *Anthemis dumetorum*, *Ranunculus caucasicus*, *Betonica grandiflora* и др.

Отмечается тенденция к уменьшению продуктивности травяного покрова с возрастом березняка, от 20-летнего насаждения к 47-летнему (табл. 1), что связано, по-видимому, с проникновением под полог березы широколиственных пород дуба и граба, увеличением сомкнутости насаждения от 0.5 до 0.7 и большим затенением.

На пробных площадях в одном и том же возрастном ряду наблюдается увеличение количества парцелл с двух в 20- и 30-летнем и до пяти в 42- и 47-летнем насаждениях (табл. 1, 2).

Изучением роли лесной подстилки как продукта жизнедеятельности лесного биогеоценоза занимались многие исследователи (Скородумов, 1940; Ярошенко, Дженюк, 1951; Банников, 1963; Карпачевский, Киселева, 1968, и др.), однако динамика запасов подстилки в пределах одного и того же типа леса все еще слабо отражена в литературе. Указывалось на варьирование запасов подстилки по парцеллам (Дылис и др., 1964; Дылис, 1969; Карпачевский, Киселева, 1968). Еще меньше таких данных по производным типам, составляющим в настоящее время значительную часть лесной площади исследуемого района. Нашими данными установлено, что в березняках с возрастом (от 20- до 47-летнего возраста) запас подстилки увеличивается от 1.5 т/га до 1.7 т/га (в абсолютно сухом состоянии; табл. 2), что связано с повышением доли участия листьев дуба и граба в составе подстилки. В 30-летнем березняке отмечено некоторое уменьшение запасов подстилки, что безусловно вызвано рубкой ухода, приведшей к заметному изреживанию древостоя. В 20-летнем березняке

ТАБ

Состав надземной фитомассы преобладающих видов травяного
возраста,

Вид	Возраст 20, полноты насаждений 0.5/9480: парцелла березово-разнотравная, 82.5% (в абсолютно сухом состоянии, г/м²)	парцелла разнотравная в окне, 17.5% (в абсолютно сухом состоянии, г/м²)	продуктивность травяного покрова в переводе на 1 га, кг	%	Возраст 30, полноты насаждений 0.4/3560: парцелла березово-разнотравная, 65.3% (в абсолютно сухом состоянии, г/м²)	парцелла разнотравная, 34.7% (в абсолютно сухом состоянии, г/м²)	продуктивность травяного покрова в переводе на 1 га, кг	%
Anthemis dumetorum	—	—	—	—	—	—	—	—
Astrantia maxima	6.2	7.5	64.3	24.2	1.8	2.6	20.7	7.3
Ballota nigra	—	—	—	—	—	—	—	—
Bellis perennis	—	—	—	—	—	—	—	—
Betonica grandiflora	—	—	—	—	—	—	—	—
Bromus arvensis	—	—	—	—	2.4	1.7	21.6	7.6
Carex caucasica	—	—	—	—	—	—	—	—
Cicerbita grandis	—	—	—	—	—	—	—	—
Falcaria sioides	—	—	—	—	—	—	—	—
Galium tricorne	—	—	—	—	—	—	—	—
G. valantioides	0.1	1.8	4.1	1.5	2.3	1.9	22.4	7.9
Gentiana lingulata	—	0.3	0.5	0.2	—	—	—	—
Ligustrum vulgare	—	—	—	—	—	—	—	—
Linum catharticum	1.2	—	10.1	3.8	0.4	—	2.6	1.0
Lythrum salicaria	0.7	—	5.8	2.2	—	—	—	—
Psephellus hymenolepis	1.8	0.9	16.4	6.2	1.8	1.2	15.9	5.6
Ranunculus caucasicus	—	—	—	—	—	—	—	—
Rubus vulgatus	—	—	—	—	8.3	7.5	80.2	28.5
Solanum nigrum	—	—	—	—	2.5	3.6	28.8	10.2
Symphytum caucasicum	3.0	6.8	36.6	13.8	—	—	—	—
Vaccinium myrtillus	—	1.1	1.9	0.7	0.8	3.1	15.7	5.6
Vicia angustifolia	—	—	—	—	—	—	—	—
V. truncatula	0.6	0.4	5.6	2.1	—	—	—	—
Другие виды	12.4	10.4	120.5	45.3	6.7	8.8	74.2	26.3
Итого травяного покрова	26.0	29.2	265.8	100.0	27.0	30.4	282.1	100.0

ТАБ

Запас подстилки в высокогорных березовых

Фракция	Возраст 20, полноты насаждений 0.5/9480: парцелла березово-разнотравная, 82.5% (в абсолютно сухом состоянии, г/м²)	парцелла разнотравная в окне, 17.5% (в абсолютно сухом состоянии, г/м²)	запасы подстилки в переводе на 1 га, кг	%	Возраст 30, полноты насаждений 0.4/3560: парцелла березово-разнотравная, 65.3% (в абсолютно сухом состоянии, г/м²)	парцелла разнотравная в окне, 34.7% (в абсолютно сухом состоянии, г/м²)	запасы подстилки в переводе на 1 га, кг	%
Листья березы	50.4	38.7	480.3	31.0	30.4	35.3	321.0	24.0
Листья дуба	—	—	—	—	—	—	—	—
Листья граба	—	—	—	—	—	—	—	—
Ветки березы	53.2	45.3	518.2	33.6	45.3	47.2	459.7	34.3
Ветки прочие (в том числе полуразложившиеся)	—	—	—	—	—	—	—	—
Травы	26.7	30.1	273.0	17.7	30.8	32.1	312.5	23.3
Мох	—	—	—	—	—	8.1	28.1	2.1
Труха	29.3	17.6	272.5	17.7	20.1	25.4	219.3	16.3
Подстилка в целом	159.6	131.7	1544.0	100.0	126.6	148.1	1340.6	100.0

ЛИЦА 1

покрова в высокогорных березовых насаждениях различного
июль 1973 г.

березняков, лет													
42							47						
и количество деревьев на 1 га													
0.8/8920							0.7/5240						
парцелла					продуктивность травяного покрова в переводе на 1 га		парцелла					продуктивность травяного покрова в переводе на 1 га	
березово-грабовая, 54.0%	березово-дубово-разнотравная, 23.4%	березово-ивовая, 4.0%	грабово-дубовая, 14.2%	дубово-кленовая, 4.4%			березово-разнотравная, 48.2%	березово-грабовая, 15.0%	березово-дубовая, 11.0%	березово-ивовая, 8.2%	грабово-дубовая, 17.6%		
в абсолютно сухом состоянии, г/м²					кг	%	в абсолютно сухом состоянии, г/м²					кг	%
1.0	3.7	—	2.8	2.5	19.1	10.2	2.3	0.3	—	—	—	11.4	5.1
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	2.2	—	—	1.2	5.6	3.1	—	—	—	1.2	0.7	2.2	1.0
1.2	1.1	—	—	0.7	9.4	5.1	0.2	—	—	0.7	0.3	2.1	0.9
2.1	1.7	—	—	4.7	17.4	9.3	—	—	0.9	0.3	1.2	3.3	1.4
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2.3	—	1.3	0.9	—	14.2	7.6	1.7	—	—	3.2	2.4	14.9	6.6
—	—	4.2	1.3	—	3.5	1.9	—	—	1.3	1.2	0.9	4.0	1.8
—	0.6	0.8	—	—	1.7	1.0	1.4	2.7	—	—	—	10.7	4.7
—	—	—	—	—	—	—	—	—	2.1	—	—	2.3	1.0
—	0.2	—	1.7	—	2.9	1.5	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0.4	—	0.1	0.6	—	3.1	1.7	—	—	—	1.2	0.2	1.3	0.6
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1.0	—	—	—	1.4	6.0	3.2	2.7	—	2.5	—	1.3	18.0	8.0
1.4	1.1	—	3.7	6.4	18.2	9.7	—	2.1	1.8	—	3.1	10.5	4.6
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	2.7	—	—	0.3	6.4	3.4	4.1	7.5	4.4	—	8.1	50.2	22.3
0.7	—	0.1	—	—	3.9	2.1	5.2	1.8	2.3	—	—	30.3	13.4
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7.5	9.4	3.8	3.6	13.5	75.2	40.2	8.7	4.3	1.3	6.5	5.4	64.5	28.6
17.6	22.7	10.3	14.6	30.7	186.6	100.0	26.3	18.7	16.6	14.3	23.6	225.7	100.0

ЛИЦА 2

насаждениях различного возраста, июль 1973 г

березняков, лет													
42							47						
и количество стволов деревьев на 1 га													
0.8/8920							0.7/5240						
парцелла					запасы подстилки в переводе на 1 га		парцелла					запасы подстилки в переводе на 1 га	
березово-грабовая, 54.0%	березово-дубово-разнотравная, 23.4%	березово-ивовая, 4.0%	грабово-дубовая, 14.2%	дубово-кленовая, 4.4%			березово-разнотравная, 48.2%	березово-грабовая, 15.0%	березово-дубовая, 11.0%	березово-ивовая, 8.2%	грабово-дубовая, 17.6%		
в абсолютно сухом состоянии, г/м²					кг	%	в абсолютно сухом состоянии, г/м²					кг	%
30.4	25.2	36.8	12.7	14.0	262.0	11.2	43.7	20.8	30.4	10.4	3.7	290.2	16.7
12.5	17.6	25.2	21.6	20.1	158.3	6.7	19.6	24.0	20.1	7.6	14.3	184.0	10.6
75.4	26.8	15.3	64.0	47.3	587.6	24.8	32.7	30.6	20.4	5.4	7.4	243.3	14.0
38.7	31.3	42.4	26.5	47.3	357.6	15.2	34.2	23.4	33.2	24.8	11.7	277.3	16.0
67.3	72.3	57.3	47.3	85.7	660.4	28.0	53.2	47.2	65.2	40.7	38.1	499.3	28.8
3.2	4.5	—	—	2.4	28.8	1.2	7.4	2.8	1.2	3.2	2.5	48.2	2.8
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
34.3	25.3	41.7	21.4	35.1	306.9	12.9	15.3	27.7	21.2	28.3	17.4	192.2	11.1
261.8	203.0	218.7	193.5	251.9	2361.6	100.0	106.1	176.5	191.7	120.4	95.1	1734.5	100.0

отмечено 9480 шт. деревьев на 1 га, в 30-летнем после рубки ухода — 3560 шт., соответственно в нетронутом 42-летнем — 8920 шт., а в 47-летнем — 5240 стволов на 1 га. Следует отметить, что 30-летний березняк относится к V бонитету, остальные возрастные группы березняков — к IV классу бонитета.

В 30-летнем березняке (табл. 2) можно отметить значительное наличие запасов травяного опада в подстилке. В дальнейшем участие трав в формировании подстилки резко снижается (с 2—3 ц/га до 0.5 ц/га). Запасы трухи в подстилке во всех четырех возрастных стадиях березняков практически остаются на одном уровне (2—3 ц/га).

Таким образом, биогеоценотический анализ высокогорных березняков подтверждает, что с увеличением возраста древостоев общая продуктивность травяного покрова в разновозрастных березняках уменьшается, запасы же подстилки в возрастных рядах березняков более или менее постоянны; возрастной ряд приводит к увеличению количества парцелл и к увеличению площади, занятой парцеллами, соответствующими коренным типам леса. Смена березняка коренным типом леса приводит к заметному увеличению продуктивности биогеоценозов.

Охрана и восстановление высокогорных лесов имеет большое научно-практическое значение. Они играют огромную защитную роль в области зарождения горных потоков, предотвращают эрозию почвы, образование оврагов и балок. Участки высокогорья, где более или менее сохранилась естественная верхняя граница леса, должны быть признаны заповедными с целью изучения взаимоотношения лесной и травянистой растительности в их совокупности и взаимосвязи.

В настоящее время отделом лесоведения Института ботаники АН АзербССР выполняется разработка очень важной темы по изучению влияния человека, его хозяйственной деятельности, на высокогорную флору; это исследование даст возможность наметить необходимые рекомендации по восстановлению и сохранению ценнейших высокогорных насаждений.

ЛИТЕРАТУРА

Банникова И. А. (1963). Роль лесной подстилки в развитии напочвенного покрова в некоторых типах леса Серебряноборского лесничества. Бюл. МОИП, отд. биол., 68, 1. — Дылис Н. В. (1969). Структура лесного биогеоценоза. Комаровские чтения, XXI. — Дылис Н. В. (1970). Проблема динамики растительного покрова в работах акад. В. Н. Сукачева. Лесоведение, 3. — Дылис Н. В., А. И. Уткин, И. М. Успенская. (1964). О горизонтальной структуре лесных биогеоценозов. Бюлл. МОИП, отд. биол., 73, 4. — Карпачевский Л. О., Н. К. Киселева. (1968). О методике учета опада и подстилки в смешанных лесах. Лесоведение, 3. — Климатологический справочник СССР. (1949). Баку, 15. — Климат Азербайджана. (1968). — Кузнецов Н. И. (1909). Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции. — Лавренко Е. М. (1955). Об изучении продуктивности надземного растительного покрова. Бот. ж., 40, 3. — Лавренко Е. М. (1961). Опыт изучения биогеоценозов на примере Теллермановской дубравы Воронежской области. Изв. Всес. географ. обл., 93, 1. — Львов П. Л. (1964). Леса Дагестана. — Львов П. Л. (1973). Березняки внешнегорного Дагестана. Бот. ж., 58, 1. — Матвеева А. А. (1954). Изменение травяного покрова в зависимости от типов леса, условий местообитания и возраста древостоев. Сообщ. Инст. леса, 3. — Махатадзе Л. Б., Т. Ф. Урушадзе. (1972). Субальпийские леса Кавказа. — Медведев Я. С. (1919). Деревья и кустарники Кавказа. — Прилипко Л. И. (1954). Лесная растительность Азербайджана. — Ремезова Г. Л. (1957). Изменение травяного покрова в дубовом лесу в связи с возрастом древостоя. Тр. Инст. леса АН СССР, 33. — Сафаров И. С. (1972). Горные лесистые ущелья Азербайджана — рефугиумы третичной лесной растительности. В кн.: Природная растительность Азербайджана, ее продуктивность и пути улучшения. — Скородумов А. С. (1940). К методике изучения лесной подстилки. В кн.: Проблемы советского почвоведения, сборник 10. — Уткин А. И. (1970). Исследования по первичной продуктивности лесов СССР. Лесоведение, 3. — Ярошенко П. Д., Е. И. Дженюк. (1951). Значение весового анализа подстилки при характеристике лесных ценозов, ДАН, СССР, 81, 1.

Институт ботаники
Академии наук Азербайджанской ССР,
г. Баку.

Получено 10 XI 1974.

УДК 631.175 : 581.524.44 : 633.885 (235.211)

Л. И. Носова

УРОЖАЙ СЕМЯН И ВОЗОБНОВЛЕНИЕ МНОГОЛЕТНИКОВ В ПОЛЫННЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ ПАМИРА

L. I. NOSOVA. SEED PRODUCTION AND REPRODUCTION OF PERENNIAL PLANTS IN *ARTEMISIA* PHYTOCOENOSES OF PAMIR

В 1964—1968 гг. на Восточном Памире (3860—4100 м над ур. м.) в сообществах полыни *Artemisia rhodantha* Rupr. изучались урожай семян и их всхожесть, запас живых семян в почве, численность всходов и взрослых особей. Урожай семян многолетних видов под влиянием факторов среды изменялся от 220 до 3870 семян на 1 м^2. Запас живых семян в почве составлял 8—24% от числа продуцируемых семян, всходы — лишь 0.08—0.17%. В первые годы жизни погибло до 80—97% развивающихся особей.

Исследования проводились в типичных для пустынь Памира сообществах полыни розовоцветковой *Artemisia rhodantha*, [1] которые характерны для пологих склонов и днищ долин на высотах 3600—4100 м над ур. м. и приурочены к высокогорным пустынным почвам (Станюкович, 1949а; Ладыгина, 1964; Кутеминский, Леонтьева, 1966). Работа выполнялась в 1964—1968 гг. на Памирской биологической станции Академии наук Таджикской ССР. В трех полынных сообществах, распространенных в долине р. Чечекты (бассейн р. Акбайтал) на разных абсолютных высотах, изучались урожай семян и их всхожесть, запас семян в почве, появление и развитие всходов, численность особей.

Полынные фитоценозы, как и все сообщества высокогорных пустынь, отличаются крайней разреженностью растительного покрова в надземной части и значительной сомкнутостью в подземной, небольшой высотой растений, сравнительно бедным видовым составом.

I. Серотерескено-полынное сообщество Artemisia rhodantha+Ceratoides papposa [2] занимает мелкоземисто-каменистые участки надпойменной террасы на высоте 3860 м над ур. м. Общее проективное покрытие в сообществе не превышает 8—10%. Видовой состав беден: кроме доминант, отмечены лишь *Ceratoides papposa* и *Stipa glareosa*. Во влажные теплые годы в значительном количестве появляются одно- и двулетники — *Torularia korolkovii*, *Veronica rubrifolia*, средняя высота растений колеблется от 8 до 15 см.

II. Восточноковыльно-полынное сообщество Artemisia rhodantha+Stipa orientalis характерно для пологого склона северной экспозиции (3900 м над ур. м.). Общее проективное покрытие достигает здесь 20—25%, видовой состав несколько богаче, характерно наличие двух подъярусов: первый подъярус, высотой 18—20 см, образуют *Artemisia rhodantha*, *Stipa orientalis* и *Ceratoides papposa*; во втором подъярусе (высотой до 10—12 см) отмечены *Gypsophila capituliflora* и *Acantholimon diapensioides*. Как и в первом сообществе, в отдельные годы наблюдается появление *Torularia korolkovii*, *Veronica rubrifolia*, *Lappula stricta*.

III. Туркестаноячменно-полынное сообщество Atremisia rhodantha—Hordeum turkestanicum также отмечено на пологом склоне северной экспозиции, но на высоте 4100 м, у верхнего предела распространения полынных фитоценозов. Общее проективное покрытие составляет 18—20%, видовой состав значительно богаче, чем в первых двух сообществах. Выделяются три подъяруса: первый подъярус (высота 35 см) образует *Hordeum turkestanicum*; в состав второго (высота 8—15 см) входят *Artemisia rhodantha*, *Ceratoides papposa*, *Poa litwinowiana*, *Potentilla malocotricha*, *Carex stenophylloides*; третий подъярус (высота 4—6 см) образован растениями-подушками *Acantholimon diapensioides* и *Oxytropis tianschanica*.

[1] Латинские названия растений даются по «Определителю растений Памира» С. С. Иконникова (1963).

[2] Название по статье С. С. Иконникова (1963): «О названии *Ceratoides papposa* Botsch. et Ikonn.» (1972, Бот. ж., 57, 11).

Во влажные теплые годы в сообществе в значительном количестве появляются *Chenopodium pamiricum*, *Veronica biloba*, *Polygonum molliiforme*, *Torularia korolkovii*.

В полынных сообществах на огороженных площадках были заложены постоянные трансекты (1×50 м), на которых определялся урожай семян, вычислялась численность всходов и взрослых особей, изучалась гибель всходов и молодых растений. Урожай семян *Artemisia rhodantha*, *Ceratoides papposa*, *Stipa glareosa*, *S. orientalis*, *Hordeum turkestanicum*, *Acantholimon diapensioides* и *Gypsophila capituliflora* выявлялся в результате изучения семенной продуктивности разновозрастных модельных особей (Носова, 1969, 1972).[3] Средняя семенная продуктивность побега умножалась на среднее количество генеративных побегов в пределах 1 м² отдельно для каждой возрастной группы, полученные результаты суммировались. Всхожесть семян определялась проращиванием в чашках Петри в лаборатории Памирской биостанции при 10—21° с преобладанием температур 18—21°. Всходы и виргинальные особи подсчитывались на трансектах 3—4 раза в течение вегетационного сезона (Богдановская-Гиенэф, 1926; Работнов, 1950, 1960). Для определения запаса семян в почве монолиты, взятые из верхнего слоя почвы (0—2, 2—5 и 5—10 см), отмывались на ситах с отверстиями 0.25 мм, разбирались под лупой, затем семена проращивались в лаборатории на увлажненном песке (Носова, 1968).

Годы наблюдений, по данным метеостанции, расположенной на высоте 3860 м, были холодными и сравнительно влажными для Восточного Памира: средние годовые температуры воздуха оказались ниже средней многолетней величины, равной —2.1°, а количество осадков превысило среднюю многолетнюю сумму, составляющую 112 мм. 1964 г. отличался холодными весенними и летними месяцами, 1965 — снежной зимой, влажной теплой весной и холодной осенью. Сезон 1966 г. был очень теплым, с сухой весной и влажными летом и осенью. Для 1967 г. характерны холодная и влажная весна и самые теплые за период работ, но сухие лето и осень. Вегетационный сезон 1968 г. был очень влажным и достаточно теплым, но с холодной осенью.

Виды, слагающие полынные сообщества, отличаются большой продолжительностью жизни. Это весьма долголетние растения. Продолжительность жизни полыни достигает 70—100 и более лет (Станюкович, 1949а; Стешенко, 1956, 1960; Ладыгина, 1964, 1967). Дерновины *Stipa glareosa* имеют возраст до 200—300 лет (Стешенко, 1952). *Ceratoides papposa* на Восточном Памире доживает, вероятно, до 500—700 лет, *Acantholimon diapensioides* — в отдельных случаях, возможно, до 1000 лет (Зайцева, 1949; Заленский, 1949, 1956; Станюкович, 1949а).

Численность особей многолетников в сообществах полыни розовоцветковой, несмотря на сильную разреженность растительного покрова, несколько выше, чем во многих полынных фитоценозах равнинных пустынь (Литвинова, 1969). В изучаемых сообществах на 1 м² в среднем насчитывалось от 12 (серотерескено-полынное) до 20—23 (туркестаноячменно-полынное) особей многолетников. Во всех местообитаниях господствуют особи полыни, максимальное количество которых (в среднем 10—12 на 1 м²) характерно для восточноковыльно-полынного сообщества.

Урожай семян в полынных сообществах Восточного Памира значительно ниже, чем во многих полупустынных и пустынных фитоценозах Казахстана и Средней Азии (Гордеева, 1957; Амелин, 1958), но выше, чем в сообществах полыни кемрудской в центральных Каракумах (Антонова и др., 1970). Самые высокие урожаи отмечены в наиболее разреженном серотерескено-полынном сообществе, где на 1 м² в среднем насчитывалось от 223 до 3876 семян многолетников (табл. 1). В туркестаноячменно-полынном сообществе многолетние виды продуцировали от 220 до 3345 семян на 1 м². Урожаи не более 2460 семян оказались характер-

---

[3] У растений с односеменными, трудно отделимыми от семян плодами, учитывалось количество хорошо выполненных плодов.

ТАБЛИЦА 1

Урожай семян многолетников в полынных фитоценозах Памира

Сообщество	Вид	Среднее число семян, продуцируемых на 1 м²				
		1964	1965	1966	1967	1968
I. Серотерескено-полынное	*Artemisia rhodantha*	216	1191	3600	752	373
	Ceratoides papposa	5.4	102	220	164	46.6
	Stipa glareosa	1.6	27.5	56.3	42.3	0.0
	Всего:	223	1320	3876	958	420
II. Восточноковыльно-полынное	*Artemesia rhodantha*	218	2358	350	155	182
	Stipa orientalis	1.0	71.8	171	1.6	0.0
	Acantholimon diapensioides	0.0	20.1	27.4	8.2	12.2
	Ceratoides papposa	1.3	6.3	7.7	20.2	69.3
	Gypsophila capituliflora	22.8	3.6	8.2	690	0.0
	Всего:	243	2460	564	875	264
III. Туркестаноячменно-полынное	*Artemisia rhodantha*	182	529	130	581	76.2
	Hordeum turkestanicum	0.2	9.8	189	170	12.3
	Acantholimon diapensioides	3.2	31.2	121	17.5	8.9
	Ceratoides papposa	0.2	12.9	28.5	0.5	0.0
	Poa litwinowiana	23.5	13.5	*	2346	554
	Potentilla malocotricha	6.0	10.5	—	80	10.1
	Oxytropis tianschanica	5.2	27.0	—	150	156
	Carex stenophylloides	0.3	0.0	—	0.0	0.0
	Всего:	221	634	468	3345	818

* Данные отсутствуют.

ными для восточноковыльно-полынного сообщества. Максимальные урожаи семян отмечены у многолетников полынных сообществ в годы с теплыми летом и осенью (1966—1967 гг.) или достаточно теплой и влажной весной (1965). В восточноковыльно-полынном сообществе наибольшее число семян насчитывалось в 1965 г., в серотерескено-полынном — в 1966, в туркестаноячменно-полынном — в 1967. Основную часть урожая в серотерескено-полынном сообществе всегда составляли семена полыни, в восточноковыльно-полынном, в урожае 1967 г. наибольшее участие принимали семена *Gypsophila capituliflora*, в остальные годы также преобладали семена *Artemisia rhodantha*. В туркестаноячменно-полынном сообществе, у верхнего предела распространения полынных фитоценозов (4100 м над ур. м.), роль семян *A. rhodantha* в общем урожае заметно снижается. Семена полыни составляли основную часть урожая лишь в менее благоприятные сезоны — в 1964 и 1965 гг. В благоприятные годы ведущая роль принадлежала семенам злаков — *Hordeum turkestanicum* (1966) и *Poa litwinowiana* (1967—1968 гг.). Урожай семян прочих многолетников, как правило, во всех местообитаниях низок и подвержен резким колебаниям. У *Ceratoides papposa* на 1 м² в среднем насчитывалось 0.2—220 семян. Особи *Stipa orientalis* продуцировали в среднем от 0 до 171 семени на 1 м²; особи *S. glareosa* — всего 0.56 семян. Урожай *Acantholimon diapensioides* не превышал 120 семян. Урожай семян *Gypsophila capituliflora* в особо благоприятном 1967 г. составлял 690 семян, в остальные годы — не более 23.

Семена, продуцируемые памирскими многолетниками, обычно имеют высокую всхожесть и такую же энергию прорастания (Свешникова, 1948, 1962; Райкова, 1962; Стешенко, 1963; Иконников, Носова, 1967). Особенно хорошо прорастают семена, образовавшиеся в годы с теплым периодом плодоношения. У семян, созревающих в холодные вегетационные

сезоны, всхожесть заметно падает. Средняя лабораторная всхожесть семян *Artemisia rhodantha* в 1964—1968 гг. колебалась от 31 до 97% (Носова, 1971). Семена *Hordeum turkestanicum*, сформировавшиеся в 1965 г., были всхожими на 82%. Всхожесть семян *Acantholimon diapensioides*, образовавшихся в 1965—1966 гг. в восточноковыльно-полынном сообществе, составляла 94—96%, а собранных в туркестаноячменно-полынном — 58—98%. Семена *Gypsophila capituliflora*, завязавшиеся в 1966 г., имели всхожесть 98%.

Однако, несмотря на значительный урожай и хорошее качество семян, запас живых семян в почвах полынных сообществ очень невелик (Носова, 1968). В почвы попадает только небольшая часть (8—24%) продуцируемых многолетниками семян: масса семян уносится ветром, задерживается растениями, поедается птицами и животными и т. д. На 1 м² почвы в среднем насчитывалось 29—592 семени многолетников. Беднее всего семенами почвы туркестаноячменно-полынного сообщества (высота 4100 м над ур. м.), где в 1964 г. на 1 м² в среднем было обнаружено лишь 29 семян, а в 1966 г. — 110. В серотерескено-полынном сообществе, для которого характерны самые высокие урожаи семян, на 1 м² почвы отмечено всего 94—108 живых семян многолетников, т. е. 8% от числа продуцируемых семян. Наибольшее их количество поступает в почвы восточноковыльно-полынного сообщества, в котором в 1966 г. на 1 м² почвы в среднем было встречено более 590 семян многолетников, или 24% от урожая предыдущего года. В почвах обнаружены жизнеспособные семена всех многолетних видов, входящих в состав сообществ, но главную часть запаса (до 99%) составляют семена доминанта — полыни розовоцветковой. Наибольший почвенный запас семян полыни (в среднем 71—588 семян на 1 м²) отмечен в восточноковыльно-полынном сообществе, наименьший (8—68 семян на 1 м²) — в туркестаноячменно-полынном, т. е. там, где урожаи семян полыни обычно низки. Среди семян остальных видов многолетников в наибольшем количестве (13—35 на 1 м² почвы) встречены семена *Hordeum turkestanicum* (туркестаноячменно-полынное сообщество), у которого в 1966 г. запас семян в почве превышал урожай предыдущего года в 3.5 раза. Всегда незначительно в почвах число живых семян терескена, ковылей и растений-подушек: на 1 м² в среднем насчитывается от 1.3 до 5 семян этих видов.

Характерная черта полынных сообществ Памира — небольшая численность всходов и их частое отсутствие. Основной причиной слабого возобновления в высокогорных пустынях считается крайняя сухость воздуха и почв; массовое появление всходов отмечалось в годы с обильными весенними и раннелетними осадками (Райкова, 1944, 1950; Заленский, 1949; Станюкович, 1949а, б; Стешенко, 1956; Ладыгина, 1964, 1967). За период наших работ самым благоприятным для появления всходов оказался 1965 г. — год со снежной зимой влажной и достаточно теплой весной, но даже в этом сезоне в восточноковыльно-полынном сообществе на 1 м² в среднем насчитывалось 0.7 всходов многолетников, в серотерескено-полынном — около 2 всходов (табл. 2). Максимальное число всходов (в среднем 19 на 1 м²) было отмечено в 1965 г. в туркестаноячменно-полынном сообществе (4100 м над ур. м.), в котором почвенный запас семян обычно ниже, чем в первых двух сообществах. Заметное количество всходов многолетников (в среднем 1—2 на 1 м²) появилось в полынных сообществах в теплом, с сухой весной и снежным мартом 1966 г. В остальные годы даже при очень влажной весне (1967—1968 гг.) и нормальном плодоношении растений в предшествующий период всходы многолетников отсутствовали или встречались в ничтожных количествах, что, вероятно, связано с недостаточно теплыми весенними и раннелетними днями. На ежегодно и регулярно поливаемом участке восточноковыльно-полынного сообщества (3860 м над ур. м.) обильное появление всходов многолетников (в среднем 160 на 1 м²) наблюдалось в первый год полива (1964 г.). Сравнительно высокой (58 всходов на 1 м²) была их численность и в 1965 г. В последующие годы численность всходов на поливаемом

ТАБЛИЦА 2

Численность всходов многолетников в полынных фитоценозах Памира

Сообщество	Вид	Среднее число всходов на 1 м²				
		1964	1965	1966	1967	1968
I	*Artemisia rhodantha*	0.2	1.2	0.2	0.0	0.0
	Ceratoides papposa	0.0	0.6	1.1	0.0	0.8
	Stipa glareosa	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1
	Всего	0.2	1.8	1.3	0.0	0.9
II	*Artemisia rhodantha*	0.1	0.6	1.7	0.0	0.0
	Stipa orientalis	0.0	0.1	0.04	0.0	0.0
	Acontholimon diapensioides	0.0	0.0	0.04	0.0	0.0
	Ceratoides papposa	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0
	Gypsophila capituliflora	0.0	0.04	0.0	0.0	0.0
	Всего	0.1	0.7	1.9	0.0	0.0
III	*Artemisia rhodantha*	0.2	16.1	0.0	0.0	0.2
	Hordeum turkestanicum	0.0	0.5	0.4	0.2	0.0
	Acantholimon diapensioides	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1
	Ceratoides papposa	0.0	2.0	0.1	0.5	0.0
	Poa litwinowiana	*	0.3	0.1	0.2	0.1
	Potentilla malocotricha	—	0.0	0.4	0.2	0.1
	Oxytropis tianschanica	—	0.0	0.07	0.0	0.0
	Carex stenophylloides	—	0.1	0.0	0.0	0.0
	Всего	0.2	19.0	1.1	1.1	0.5

* Данные отсутствуют.

участке была примерно такой же, как и в естественных условиях, — в среднем не более 0.4—4 всходов на 1 м².

Всходы, как правило, появляются в первой декаде июня и распределяются на поверхности почвы очень неравномерно: обычно группируются вблизи полукустарничков или в трещинах и небольших углублениях почвы, т. е. в тех местах, где задерживается основная масса семян (см. рисунок). На отдельных участках может насчитываться до 30—40 всходов на 1 м². За период работ в полынных сообществах встречены всходы всех многолетних видов, но в разных количествах. Преобладают всходы *Artemisia rhodantha*, у которой на 1 м² в среднем их насчитывалось от 0.2 до 16. В условиях Памира численность всходов у *Artemisia rhodantha* значительно ниже, чем у большинства полыней степных сообществ Казахстана (Беспалова, 1969; Борисова, 1969), ниже, чем у *A. tianschanica* в Таласском Ала-Тоо (Корнева, 1966), но выше, чем у полыней Каракумов, где даже в самые благоприятные годы на 1 м² приходилось не более 0.25—0.26 всхода (Нечаева, Приходько, 1959; Антонова и др., 1970). Наибольшее число всходов полыни розовоцветковой отмечено в туркестаноячменно-полынном сообществе. Численность всходов особо долголетних растений, у которых всегда мал почвенный запас семян, незначительна. У терескена на 1 м² в среднем отмечено не более 1.1 всхода. Ничтожна численность всходов у ковылей и у растений-подушек: один всход в среднем встречается на 40—125 м².

В полынных сообществах Памира всходы многолетников составляют незначительную часть (0.3—1.2%) почвенного запаса семян и еще меньшую (0.08—0.17%) часть урожая семян предыдущего года (табл. 3). Реализация семян во всходы (Работнов, 1969), т. е. отношение числа осыпавшихся семян к числу появившихся всходов, в высокогорных пустынях крайне низка. В 1966 г. в восточноковыльно-полынном сообществе эта величина составляла 1300 : 1, в серотерескено-полынном — 1016 : 1 и только в туркестаноячменно-полынном сообществе достигла соотношения 576 : 1.

ТАБЛИЦА 3

Соотношение урожая семян, запаса живых семян в почве и числа всходов у многолетников в полынных фитоценозах Памира

Сообщество	Среднее число на 1 м²				
	семян		всходов		
	продуцируемых растениями (1965)	в почве (1966)	штук (1966)	процент	
				от числа семян в почве	от числа продуцируемх семян
I	1320	108	1.3	1.2	0.1
II	2460	592	1.9	0.3	0.08
III	634	110	1.1	1.0	0.17

Всходы памирских растений отличаются крайне слабой выживаемостью и легко погибают в первый год жизни (Райкова, 1944, 1950; Заленский, 1949; Стешенко, 1954). По нашим наблюдениям, у полыни розовоцветковой в первый год погибало от 53 до 88% подроста (табл. 4). Больше всего молодые растения полыни страдают с наступлением холодных дней и наиболее губительны для них первые зимы. В туркестаноячменно-полынном сообществе за первое лето погибло 25% молодых растений, за первую зиму — 52% сохранившихся с осени особей, за второй летний период — 49% от числа оставшихся особей.

ТАБЛИЦА 4

Гибель всходов и молодых особей *Artemisia rhodantha* в полынных фитоценозах Памира

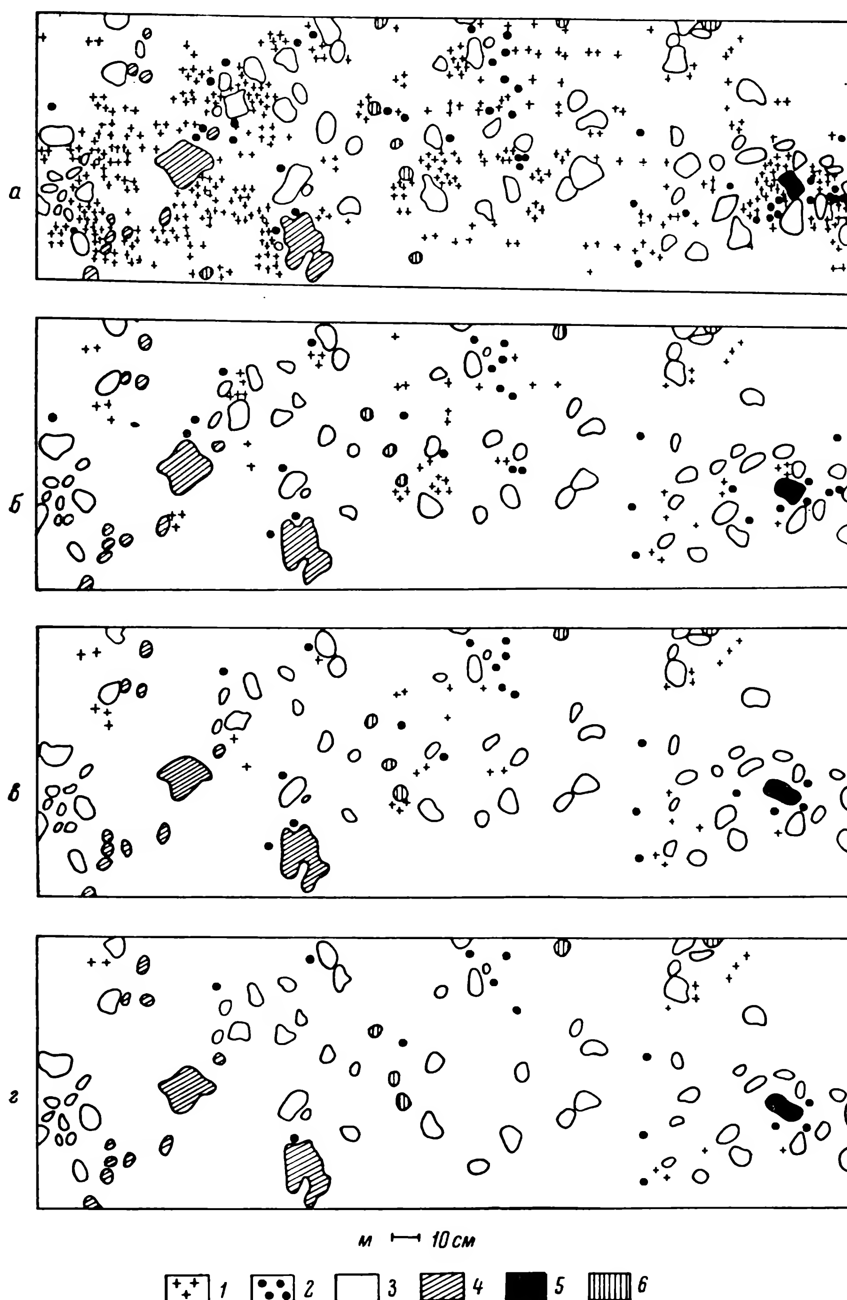
Сообщество	Год появления всходов	Среднее число на 1 м²					
		всходов	виргинильных растений			процент погибших растений	
			однолетних	двулетних	трехлетних	за первый год	за четыре года
I	1965	1.2	0.5	0.3	0.2	58	83
II	1966	1.7	0.8	0.5	0.3	53	82
III	1965	16.1	5.9	2.7	1.3	63	93
IV *	1964	148	17.5	9.6	4.0	88	97

* Восточноковыльно-полынное сообщество, поливаемый участок.

В дальнейшем гибель молодых растений происходила почти исключительно в холодные сезоны — поздней осенью, зимой и ранней весной. За 4 года погибло от 82 до 97% развивающихся особей полыни. Наибольшая смертность подроста наблюдалась в тех местообитаниях, где всходов появлялось особенно много. В восточноковыльно- и серотерескено-полынных сообществах за 4 года погибло 82—83% особей полыни, в туркестаноячменно-полынном сообществе — 93%, а в условиях полива — 97% (см. рисунок). По числу сохранившихся виргинильных особей полыни сообщества различались значительно слабее, чем 4 года назад, по числу появившихся всходов.

Таким образом, у многолетних видов Памира наблюдается огромный разрыв между урожаем семян и численностью всходов. Еще более велик разрыв между количеством продуцируемых семян и числом особей, достигших генеративного состояния. Так, у полыни розовоцветковой — доминанта многих пустынных сообществ Памира — запас живых семян в почве в 1966 г. составлял 17—42% от количества осыпавшихся в 1965 г. всхожих семян, а всходы — только сотые доли процента (0.03—0.09)

от числа продуцированных в предыдущем году всхожих семян или вообще отсутствовали (табл. 5). В серотерескено- и восточноковыльно-полынных сообществах до трехлетнего возраста дожило только 17—18% всходов



Развитие всходов *Artemisia rhodantha* на поливаемом участке восточноковыльно-полынного сообщества на Памире.

1 — всходы (1964 г.) и виргинальные особи (1965—1968 гг.) *Artemisia rhodantha*; 2 — всходы и виргинальные особи (1965—1968 гг.) *Stipa orientalis*; 3 — взрослые особи *Artemisia rhodantha*; 4 — взрослые особи *Stipa orientalis*; 5 — особи *Ceratoides papposa*; 6 — особи *Christolea crassifolia*. *а* — август 1964 г., *б* — июль 1965 г., *в* — июнь 1966 г., *г* — август 1968 г.

полыни, в туркестанoячменно-полынном сообществе — лишь 7%, на поливаемом участке — всего 3%. Следовательно, генеративного возраста достигают лишь единичные особи полыни. Они составляют тысячные или миллионные доли процента от числа продуцируемых всхожих семян.

Для нормального появления и развития всходов полыни в полынных сообществах Памира, вероятно, требуется сочетание 5 и более благоприятных лет. За урожайным (семенным) годом должно следовать несколько теплых (достаточно влажных) лет, причем первый год — с влажной и теплой весной и сравнительно снежной зимой. Подобные условия создаются редко, поэтому возобновление многолетников на Памире, как и в Каракумах (Нечаева, 1954, 1958), происходит с большими интервалами. Интервалы измеряются, по-видимому, десятками лет. Наиболее устойчиво возобновление доминанта — полыни розовоцветковой, у которой урожай семян обычно выше, чем у других видов, более высок и постоянен запас семян в почве, выше численность всходов и виргинильных особей. Крайне редко происходит возобновление особо долголетних видов — растений-подушек. В настоящее время в полынных сообществах господствуют особи

ТАБЛИЦА 5

Соотношение урожая семян, запаса живых семян в почве и числа всходов у *Artemisia rhodantha* в полынных фитоценозах Памира

Сообщество	Средний урожай семян на 1 м² (1965)	Средняя всхожесть семян, %	Среднее число на 1 м²				
			всхожих семян, продуцируемых рестениями (1965)	живых семян в почве (1966)		всходов (1966)	
				штук	% от числа продуцируемых всхожих семян	штук	% от числа продуцируемых всхожих семян
I	1191	51	595	102	17	0.2	0.03
II	2358	83	1957	588	30	1.7	0.09
III	529	31	160	68	42	0.0	0.0

в возрасте до 100—150 лет, т. е. укоренившиеся в прошлом веке и в начале нашего столетия, реже встречаются более старые растения, достигшие 200—300 и более лет. Численность взрослых особей довольно постоянна. Слабое и крайне нерегулярное возобновление вполне обеспечивает, тем не менее, существование разреженных полынных фитоценозов Восточного Памира, сложенных долголетними растениями.

ЛИТЕРАТУРА

Амелин И. С. (1958). Семенная продуктивность пастбищных растений пустынь Средней Азии. Тр. Н.-и. инст. каракулеводства Узбекск. Акад. с.-х. наук, 6. — Антонова К. Г., А. А. Кирильцева, В. А. Михайлова. (1970). Семенная продуктивность растений центральных Каракумов. Пробл. освоен. пустынь, 1. — Беспалова З. Г. (1969). *Artemisia pauciflora* Web. — полынь черная. Биолого-морфологическая характеристика. В кн.: Биокомплексная характеристика основных ценозообразователей растительного покрова Центрального Казахстана. 2. — Богдановская-Гиенэф И. Д. (1926). К вопросу о семенном возобновлении в луговых сообществах. Зап. Ленингр. с.-х. инст., 3. — Борисова И. В. (1969). *Artemisia gracilescens* Krasch. et Iljin — полынь тонковатая. Онтогенез куста (большой жизненный цикл). В кн.: Биокомплексная характеристика основных ценозообразователей растительного покрова Центрального Казахстана. — Гордеева Т. К. (1957). К биологии полыни черной *Artemisia pauciflora* Web. Тр. БИН АН СССР, сер. 3, 11. — Зайцева М. Г. (1949). Об определении возраста растений-подушек. Сообщ. Тадж. фил. АН СССР, 17. — Заленский О. В. (1949). Краткие итоги ботанических исследований Памира. Бот. ж., 34, 4. — Заленский О. В. (1956). Об эколого-физиологическом изучении факторов продуктивности дикорастущих многолетних растений. В кн.: Академику Сукачеву к 75-летию со дня рождения. — Иконников С. С., Л. И. Носова. (1967). Вопросы истории флоры Памира в связи с биологией прорастания семян. Пробл. бот., 9. — Корнева И. Г. (1966). Семенное возобновление в фитоценозах хребта Таласский Ала-Тоо. В кн.: Геоботанические исследования в Киргизии. — Кутеминский В. Я., Р. С. Леонтьева. (1966). Почвы Таджикистана, I. — Ладыгина Г. М. (1964). Полынники Горного Бадахшана. Дисс. Л. — Ладыгина Г. М. (1967). Многолетняя динамика полынников Горного Бадахшана. В кн.: Растительный мир высокогорий СССР и вопросы его использования. — Литвинова Н. П. (1969). Биологическая продуктив-

ность пустынных сообществ Восточного Памира. Дисс. Л. — Нечаева Н. Т. (1954). Влияние выпаса на пастбища Кара-Кумов. В кн.: Пустыни СССР и их освоение. — Нечаева Н. Т. (1958). Динамика пастбищной растительности Кара-Кумов под влиянием метеорологических условий. — Нечаева Н. Т., С. Я. Приходько. (1959). Биологические особенности пустынных растений и опыт использования их для улучшения пастбищ. Бюлл. МОИП, отд. биол., 64. — Носова Л. И. (1968). Запас семян в почве полынных сообществ Восточного Памира. Изв. Отд. биол., наук АН Тадж. ССР, 4. — Носова Л. И. (1969). Семенная продуктивность *Artemisia rhodantha* Rupr. на верхнем пределе ее распространения в условиях Памира. Бот. ж., 54, 3. — Носова Л. И. (1971). О всхожести семян *Artemisia rhodantha* Rupr. на Памире. Тез. V Всес. совещ. по вопр. изуч. и освоен. флоры и растит. высокогорий. — Носова Л. И. (1972). Урожай семян полыни розовоцветковой *Artemisia rhodantha* Rupr. на Памире. Бот. ж., 57, 2. — Работнов Т. А. (1950). Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. БИН АН СССР, сер. 3, 6. — Работнов Т. А. (1960). Методы изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах. Полевая геоботаника, 2. — Работнов Т. А. (1969). Итоги семенного размножения растений на лугах в СССР. Бот. ж., 54, 6. — Райкова И. А. (1944). Улучшение пастбищ Восточного Памира. Изв. Тадж. фил. АН СССР, 8. — Райкова И. А. (1950). Биологические основы улучшения высокогорных пустынных пастбищ Памира. Сообщ. Тадж. фил. АН СССР, 25. — Райкова И. А. (1962). К биологии прорастания и всхожести семян некоторых памирских растений. Научн. тр. Ташк. гос. унив., биол., 210.— Свешникова В. М. (1948). О всхожести семян растений высокогорных пустынь Памира. ДАН СССР, 61, 5. — Свешникова В. М. (1962). Некоторые данные о всхожести семян растений высокогорных лугов Памира. ДАН Тадж.ССР, 5, 2. — Станюкович К. В. (1949а). Растительный покров Восточного Памира. — Станюкович К. В. (1949б). Ход возобновления и возрастной состав популяций полукустарничков в высокогорных пустынях Восточного Памира. ДАН СССР, 64, 4. — Стешенко А. П. (1952). О биологии и продолжительности жизни ковыля галечного в условиях высокогорий Памира. Изв. Отд. естеств. наук АН Тадж. ССР, I. — Стешенко А. П. (1954). Улучшение пустынных пастбищ на Памире. — Стешенко А. П. (1956). Формирование структуры полукустарничков в условиях высокогорий Памира. Тр. Инст. бот. АН Тадж. ССР, 40. — Стешенко А. П. (1960). О методах определения возраста и длительности жизни пустынных полукустарничков. Полевая геоботаника, 2. — Стешенко А. П. (1963). Биология свежесобранных семян у растений высокогорий Памира. Бот. ж., 48, 7.

Памирский биологический институт
Академии наук Таджикской ССР,
г. Хорог.

Получено 4 IV 1974.

УДК «715»576.16 (47+57)582.342

К. И. Ладыженская, Н. В. Гаевая

НОВЫЙ ДЛЯ СССР ВИД ПЕЧЕНОЧНОГО МХА SOUTHBYA NIGRELLA (DE NOT.) SPRUCE

C. I. LADYZHENSKAJA, N. V. GAJEVAJA. NEW *HEPATICAE* SPECIES IN THE U. S. S. R. FLORA — *SOUTHBYA NIGRELLA* (DE NOT.) SPRUCE

Southbya nigrella (De Not.) Spruce — новый вид для флоры *Hepaticae* СССР. Это растение легко узнается по своей интересной биолого-морфологической особенности — оно вегетативно размножается с помощью выростов на наружной поверхности верхних листьев. Растение, описываемое в статье, собрано Г. Н. Непли в южном Таджикистане на р. Пяндж 21 VI 1960. *Southbya* росла среди дернинки *Lunularia cruciata* (L.) Dum. Нахождение *L. cruciata* в Средней Азии также интересно, оно уточняет слабо изученный ареал этого вида на территории Советского Союза.

В северном полушарии известны три вида рода *Southbya* Spruce. Два из них — *S. tophacea* Spruce и *S. nigrella* (De Not.) Spruce — сравнительно широко распространены в Средиземноморье и в умеренной присредиземноморской Атлантике; третий, *S. gollani* St., с менее резко очерченными видовыми признаками, более близкий к роду *Gongylanthus* Nees, менее известен и сравнительно недавно описан из Западных Гималаев (Stephani, 1924; Grolle, 1966).

Род *Southbya* впервые в СССР был указан для территории Кавказа по находке в Абхазии (Ладыженская, 1948) *S. scillicidiorum* (Raddi) Lindb., по современному наименованию *S. tophacea* Spruce. В последующие годы зарегистрирована нередкая встречаемость его на южном Кавказе.

В настоящей работе приводится впервые для флоры СССР второй вид этого рода — *Southbya nigrella* (De Not.) Spruce. Растение было собрано (рис. 1) на юге Таджикской ССР в долине р. Пяндж близ низовья р. Варзысу (Г. Н. Непли, 21 VI 1960). Обнаружено оно в небольшом количестве, среди и на поверхности хорошо развитой дернинки *Lunularia cruciata* (L.) Dum. Нахождение вида на нашей территории имеет значение не только для изучения флористического состава печеночников СССР, но и для установления ареала рода в целом.

Сведения о распространении видов *Southbya* еще очень недостаточны. При незначительных размерах этих растений они часто пропускаются

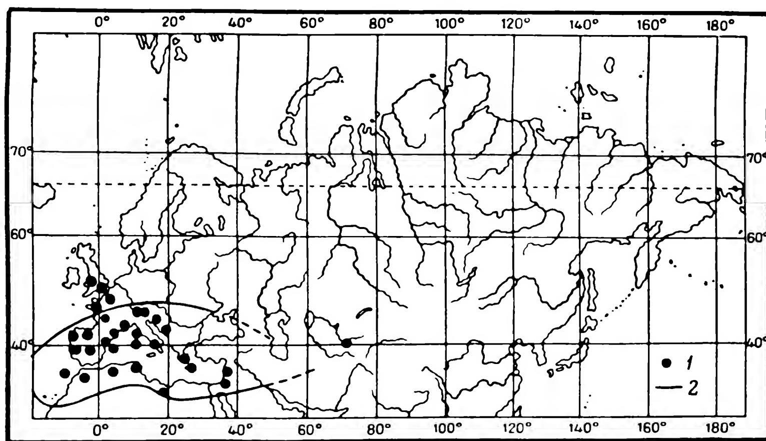


Рис. 1. Карта известных местонахождений *Southbya nigrella* и *S. tophacea*.
1 — *Southbya nigrella*, 2 — *Southbya tophacea*.

при сборах. Это, естественно, влияет на выявление действительных границ их распространения и затрудняет точную ботанико-географическую характеристику. По имеющимся данным, *S. nigrella* характеризуется почти таким же распространением, как и *S. tophacea*. Оба вида широко известны в большинстве стран Западного и Восточного Средиземноморья, однако *S. nigrella* не указана на о. Тенерифе и на Кавказе, но заходит по побережью Атлантики до северной Франции, Бельгии, южной Англии и до Средней Азии на восток (рис. 1).

Во всех известных местонахождениях *S. nigrella* отмечается довольно часто, но необильно и не заходит высоко в горы. По сравнению с нею *S. tophacea* более редка и чаще встречается в стерильном состоянии. Оба вида растут в местах с просачивающейся водой на разных субстратах, но всегда содержащих известь: на скалах, на гумусе, а на песчаниках отмечена *S. tophacea* var. *major* K. Müll.

В настоящее время род *Southbya* относят к сем. *Arnelliaceae* (Grolle, 1972)=сем. *Southbyaceae* (K. Müll., 1956). Во флоре СССР это семейство представлено двумя родами *Arnellia* Lindb. с единственным видом, широко распространенным в арктоальпийской области, и интересующим нас родом *Southbya* с основным распространением в Средиземноморье. Одним из самых характерных признаков семейства является супротивное расположение листьев, однако этот признак встречается и у отдельных представителей других семейств, например в сем. *Lophocoleaceae*.

По общему комплексу морфологических особенностей *Southbya* близка к родам с цельными листьями: *Solenostoma* Mitt., *Arnellia* Lindb., *Saccogyna* Dum., а в пределах семейства наиболее близок к ней род *Gongylanthus* Nees. Отличия *Southbya* от *Solenostoma* в супротивном расположении листьев и в папиллозной или штриховатой кутикуле; от *Arnellia*, хорошо известной в нашей флоре, отличие *Southbya* заключается в отсутствии амфигастрий на вегетативных побегах и ряда клеток с утолщенными стенками по краю листа, а также и длинными ризоидами; от *Saccogyna* отличается отсутствием амфигастрий на стерильных побегах и частым срастанием оснований листьев на верхней поверхности стебля; от рода *Gongylanthus* легко отличима при наличии спороношения, но в стерильном состоянии распознавание *Southbya* очень затруднено, на что нередко указывается в литературе. В этом случае наиболее надежные признаки — папиллозная кутикула *Southbya*, в отличие от штриховатой у *Gongylanthus*, очень длинные ризоиды и наличие от 6 до 10 масляных тел в каждой клетке.

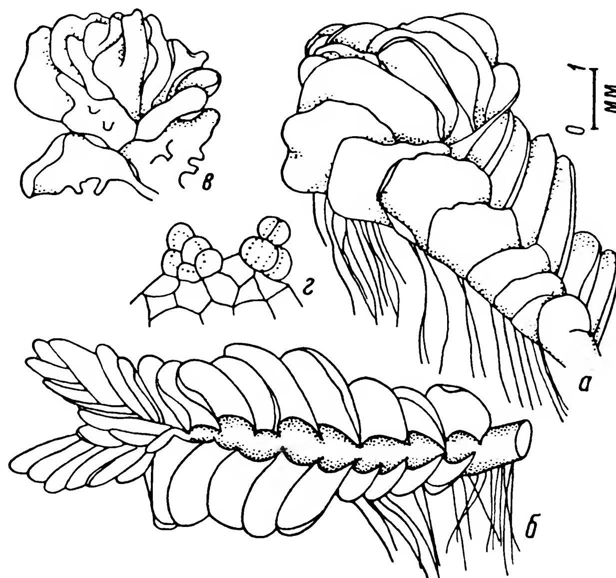


Рис. 4. *Southbya nigrella.*

а — общий вид растения сбоку; *б* — то же, сверху; *в* — верхняя часть растения с выводковыми образованиями на тыльной поверхности листьев; *г* — начало развития выводковых образований; *а*, *б*, *в* — ×11; *г* — ×120.

Итак, основные черты *Southbya*: растения мелкие, 3—5 (8) мм дл., стелющиеся или приподнимающиеся, плотно прилегающие к субстрату, образующие низкие коврики или растущие среди других бриофитов; супротивные густо расположенные цельные листья с почти смыкающимися основаниями на спинной стороне и с характерной группой удлиненных и укрупненных клеток у брюшного края листа, отсутствие амфигастрий на стерильных побегах и ряд других особенностей, связанных с генеративными органами, которые, как правило, не развиты. Этими признаками растение отличается от всех приведенных ранее родов (рис. 2—4).

На практике обычно приходится иметь дело с растениями в вегетативном состоянии, поэтому и отличия, приводимые здесь, даны по этим признакам.

Southbya nigrella (De Not.) Spruce резко отличается от других видов рода очень густым черепицевидным расположением листьев с едва загнутым назад передним краем и особенно своеобразными многоклеточными выростами (выводковыми образованиями) на наружной поверхности верхних листьев. Последние очень разнообразны по форме и величине, иногда они имеют вид папилл или удлиненных выростов; характерен также тем-

ный, до черного цвет дернинок на открытых солнечных местах (рис. 3). Эти выросты достигают значительной величины, иногда до размеров листа. Они могут отпадать или, не отпадая, прорастать в новую особь. Эта особенность растения может служить основным отличием вида. Такой тип вегетативного размножения — развитие нового растения на наружной поверхности верхних листьев, у *Hepaticae* наблюдается нечасто.

Сравнительная таблица морфолого-систематических признаков видов *Southbya*, известных во флоре СССР (см. также рис. 2—4)

S. nigrella (De Not.) Spruce	*S. tophacea* Spruce
(Syn.: *Jungermannia nigrella* De Not.; *Haplozia nigrella* Dum.; *Mesophylla nigrella* Boull.).	(Syn.: *Jungermannia scillicidiorum* (Raddi) Lindb.).
Листья в очертании почти округлые, по краю часто с фиолетовым оттенком, до черных на прямом солнечном освещении	— овальные, удлиненные, не черные
Клетки листа без угловых утолщений, нередко густо заполнены хлорофиллом	— с мелкими, но ясными угловатыми утолщениями (var. *major*)
Клетки края иногда вытянуты в виде оторочки или почти квадратные, 24—25 (30) мкм	— почти квадратные, 20—24 мкм
Клетки основания брюшного края узкоудлиненные, 18—20 × 62 (70) мкм	— 20 × 60 мкм
Масляных телец в клетках основания листа по 5—7	— по 6—10 в клетке
Поверхность кутикулы клеток основания — от гладкой до шероховатой	— папиллозная (var. *major*)
Наружная сторона верхних листьев с выростами (неправильной формы) и с редкими зубцами по краю	— гладкая, без зубцов
Срез стебля овальный	— округлый
Стебель очень плотно черепицевидно облиственный, 1—3 мм длины, с оголенным основанием	— распростертооблиственный (2.5)—3—7 (10) мм
Растение темно-зеленого цвета, до черного на прямом солнечном освещении	— светло-зеленовато-желтое до оливкового
Характер роста растения рыхлый	— компактный

По литературным источникам, *S. nigrella* произрастает совместно с *Cephaloziella baumgartneri* Schiffn., *Fossombronia caespitiformis* De Not., и *F. angulosa* (Dicks.) Raddi, реже с *Southbya tophacea*; обычна среди дернинок-ковриков *Targionia* L., *Lunularia* Adans., *Reboulia* Raddi, *Oxymitra* Bisch., *Clevea* Lindb. и с видами *Riccia* (Mich.) L., также со мхами: *Eucladium* Br. eur., *Gymnostomum calcareum* Nees et Hornsch., *Tortula marginata* (Br. eur.) Spr. и другими (Sérgio, 1971; Bischler, Jovet-Ast, 1972, 1973).

S. nigrella — известколюб и гидротермофит. В Таджикистане она обнаружена пока однажды, в небольшом количестве среди хорошо развитой дернинки *Lunularia cruciata*, где росла между слоевищ последней, иногда наползая на ее поверхность под завернутые края. Этот образец сбора представляет двоякий интерес: как нахождение нового для СССР вида — *Southbya nigrella* и как уточнение ареала *Lunularia* в Средней Азии (Боборајжабов, Маматкулов, 1974).

ЛИТЕРАТУРА

Боборајжабов Б., У. К. Маматкулов. (1974). О печеночных мхах Средней Азии. Изв. АН ТаджССР. Отдел. биол., 4 (57). — Ладыженская К. И. (1948). Материалы для бриофлоры СССР. II. Новый для СССР род печеночников *Southbya* Spruce. — Bischler H., S. Jovet-Ast. (1972). Les Hepatique de Sardaigne. Enumeration, notes ecologiques et biogeographiques. Rev. Bryol. et lichén., n. s., 38, 3—4. — Bischler H., S. Jovet-Ast. (1973). Les Hepatiques de Corse. Enumeration, notes ecologiques et biogeographiques. Rev. Bryol. et lichén., n. s., 39, 1. — Grolle R. (1966). Die Lebermoose Nepals.

Engeln. Forsch. — Unternehmen Nepal Himalaya, I, 4. — Grolle R. (1972). Die Namen der Familien und Unterfamilien der Lebermoose (*Hepaticopsida*). J. Bryol., 7. — Müller K. (1956). Die Lebermoose Europas, 6, in: Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz, 6, 3. — Sérgio C. (1971). Contribuicões para o conhecimento da Flora briológica de Portugal. IV. Anuario Soc. broter., 37. — Stephani F. (1924). Species *Hepaticarum*, VI.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград,
Криворожский государственный
педагогический институт.

Получено 20 XII 1974 г.

УДК «715»576.16 (235.33)

А. П. Хохряков

РЕДКИЕ И НОВЫЕ ДЛЯ КОЛЫМСКОГО НАГОРЬЯ ВИДЫ РАСТЕНИЙ

A. P. KHOKHRJAKOV. THE PLANTS SPECIES RARE AND NEW FOR THE KOLYMA MOUNTAINS

В статье приводятся сведения о распространении на юге Магаданской области и в соседних районах Якутии около 300 видов высших растений в основном по сборам автора в 1973—1974 годах.

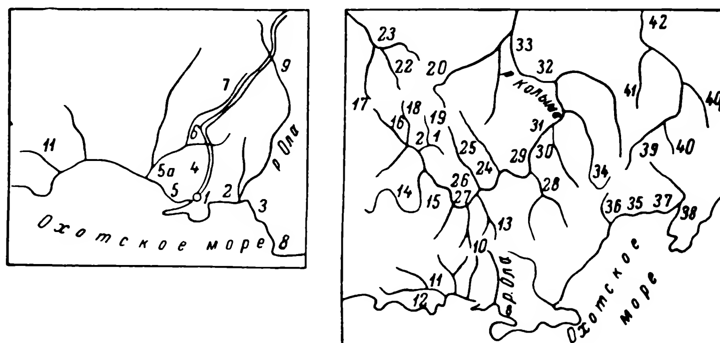
В течение 1973—1974 годов лаборатория ботаники Института биологических проблем Севера ДВНЦ АН СССР продолжала исследование Колымского нагорья. В прилагаемом списке приводятся сведения о флоре нижеследующих пунктов (см. рисунок).

1 — бухта Гертнера и гора Маркечан близ Магадана, *2* — Ола, *3* — Атарган, *4* — Снежная долина, *5* — бухта Оксы, *5а* — Армань, *6* — Сплавная, *6а* — аэропорт «Сокол», *7* — Хасын, *8* — гора Беринга, *9* — верховья р. Олы ниже пос. Яблоневого, *10* — Ольское плато, *10а* — Мадаун, *10б* — Эликчан, *11* — Талон, *12* — бухта Шельтинга, *13* — Талая, *13а* — Черное озеро, *13б* — Герба, *14* — Хениканджа, *15* — Стоковое, *15а* — Кулу, *16* — Адыгалах, *17* — трасса Магадан—Хандыга на границе с ЯАССР, *18* — Муянджа, *18а* — Аркагала, *19* — гора Чьоргах на водоразделе бассейнов рек Берелёх и Омулёвки, *20* — оз. Дарпир (в пределах ЯАССР), *21* — Сусуман, *21а* — Аян-Юрях, *22* — Озерное, *23* — Делянкир (на трассе Магадан—Усть-Нера), *24* — Эльген, *25* — пос. Известковый (среднее течение р. Таскан), *26* — Ягодное, *26а* — оз. Джека Лондона, *27* — Лебединка, *28* — 100 км выше по Буюнде от ее устья, *29* — Сеймчан, *30* — долина Колымы в 30 км ниже Сеймчана, *31* — 1528 км по Колыме от ее устья, *32* — 1200 км по Колыме от ее устья, *32а* — против устья Сугоя, *33* — 1125 км по Колыме от устья (в пределах ЯАССР), *34* — Омсукчан, *35* — Таватум, *36* — Меренга, *37* — Северо-Эвенск, *37а* — Гарманда (25 км к северу от Эвенска), *38* — Чайбуха, *39* — р. Правая Харанджа, *40* — верховья Большой Ауланджи (Авланди), *40а* — среднее течение р. Кегали, *41* — метеостанция в верховьях р. Кедон, *42* — Омолонский стационар ИБПС.

Посещение этих пунктов производилось следующими лицами и в следующие сроки: 1973 год, июнь — пункты 2, 3 — А. П. Хохряков и М. Т. Мазуренко (далее — Х. и М.), июнь—август — 35, 37, 37а, 38, 40 — Х., М., К. П. Веселухина; август—сентябрь — 9, 13а, 15 — 18, 21, 22, 23, 29, 30 — Х., М., А. Н. Беркутенко (далее — Б.); сентябрь — 8 — Х., М., Б. 1974 год: июнь — 1, 5, 6а — Ю. П. Кожевников; 19, 26 — Б., 20 — Х., М.; июль — 24 — Х., М., Б.; 4, 5, 6а, 25, 30 — Б.; июль—август — 11 — Т. Н. Ульянова (ВИР), 15 — Ю. Б. Королев, 42 — Г. Н. Егорова и А. К. Докучаев; август — 30 — 33 — Д. И. Бер-

ман; сентябрь — 4 — А. А. Шаткаускас. Сведения о флоре пунктов 5а, 6, 27, 28 получены путем просмотра гербариев, хранящихся на Магаданской лесной опытной станции, в Магаданской землеустроительной партии, и полученных от любителей. Пункты 4, 5, 10—15, 18, 21, 26, 34 36, 39 были посещены в предыдущие годы Х. и М., а 40а — Г. Н. Егоровой.

Цифры с индексами «а» и «б» на наш схематический рисунок не нанесены, чтобы не перегружать его значками. Исключение сделано для тех



Пункты сбора растений на Колымском нагорье.
Перечень пунктов см. в тексте.

пунктов, которые располагаются достаточно далеко от пронумерованных карт. В основном приводятся сведения о редких видах, найденных в течение 1973 и 1974 гг. или несколько ранее, но определенных лишь впоследствии. Для некоторых редких видов приведены все их известные на территории нашей области местонахождения; если они были обнаружены до 1973 г., то номера их взяты в скобки. Звездочками помечены более или менее обычные виды, но найденные за пределами основной области их распространения. Некоторые растения не удалось точно определить, возможно, что они являются новыми для науки видами. Всем лицам, принявшим участие в определении собранного материала, автор выражает самую искреннюю благодарность.

Cystopteris dickieana Sims	2, 12, 35, 40
C. montana (Lam.) Bern.	25
Cystopteris sp. (вдвое более крупный, чем *C. dickieana* Sim., рахис обычно светлый, без трихом).	
Woodsia glabella R. Br.	15, 25, 40
**Dryopteris linnaeana* C. Chr.	35
**D. phegopteris* (L.) C. Chr.	35
Athyrium alpestre (Hoppe) Ryl.	4
A. crenatum (Sommerf.) Rupr.	3, 30
Cryptogramme stelleri (Gmel.) Prantl	15, 23, (21a, 18)
Equisetum palustre L.	4, 20, 24
Lycopodium juniperoideum Sw.	4
Sparganium friesii Beurl.	22, 23, 29, 40
S. glomeratum Laest.	29
Potamogeton perfoliatus L.	29, 42
P. pusillus L.	24, 29
P. tenuifolius Raf.	29
Triglochin palustris L.	20, 24, 35, 37
T. maritimus L.	20, 42
Hierochloe pauciflora R. Br.	37
Melica nutans L.	(4), 35
Pleuropogon sabinii R. Br.	23, (41)
Poa abbreviata R. Br.	20 (опр. Б. А. Юрцев)
P. supina Schrad.	4 (опр. Н. Н. Цвелёв)
P. paucispicula Scribn. et Merr.	35, 37, 23, 40
P. tolmatschevii Rozh.	13 (опр. В. Н. Ворошилов)

Festuca baffinensis Polunin	20 (опр. Б. А. Юрцев)
Phippsia algida (Soland.) R. Br.	(10), 40
Hordeum sibiricum Roshev.	7, 18а
Eleocharis acicularis L.	(11, 21), 24
Eriophorum triste Lange	(10), 20, 37, 38
E. callitrix Cham.	20
Trichophorum uniflorum (Trautv.) Kar.	20
Cobresia simpliciuscula (Wahl.) Maack	19, 20, (39)
Carex alba Scop.	24
C. amgunensis Fr. Schmidt	7 (опр. Т. В. Егорова)
C. atrofusca Schkuhr	20, 40
C. bonanzensis Britt.	37 (опр. Б. А. Юрцев)
C. chlorostachys V. Krecz.	14
C. duriuscula C. A. Meyer	33
C. glacialis Mackenzie	20, 25, (39)
C. kreczetoviczii Egorova	4, 12 (опр. Т. В. Егорова)
C. ledebouriana C. A. Meyer	14, 37а
C. macrogyna Turcz.	3
C. jacutica V. Krecz.	20, 25, 37а
C. mollissima Christ	15, 16а, 22, 21, 26, 35
C. petricosa Dew.	20 (опр. Б. А. Юрцев)
C. redowskiana C. A. Meyer	20, (39)
C. scirpoidea Michx.	37а, 40, (39)
C, trautvetteriana Kom.	(14, 18), 20
C. williamsii Britt.	(10, 40а), 24, 37а
Juncus ambiguus Guss.	37
J. alpinus Vill.	(4?), 24
Tofieldia cernua Schmidt	20, 25
T. pusilla (Michx.) Pers.	20, 40, (39)
Zygadenus sibiricus (L.) A. Gray	20, 25
Lilium dahuricum Ker.-Gavl.	5а
Platanthera oligantha Turcz.	2, 24, (21а)
Coeloglossum viride (L.) Hartm.	(10, 39), 20
Corallorhiza trifida Chatel.	20
**Populus tremula* L.	3
Salix anadyrensis Flod.	15, 16
S. berberifolia Pall.	19, 20, 25
S. brachypoda (Trautv.) Kom.	13б, 16 (опр. А. К. Скворцов)
S. dshugdshurica A. Skvortz.	15
S. erythrocarpa Kom.	1
S. glauca L.	20
S. jurtzevii A. Skvortz.	19
S. khokhrjakovii A. Skvortz.	8, 20 (имеет переход к *S. pulchra*)
S. lanata L.	20, 25
S. phlebophylla Anderss.	40, 41
S. recurvigemmis A. Skvortz.	(10, 39), 20
S. reptans Rupr.	10
Salix sp. (сходна с *S. rotundifolia*, но гораздо крупнее и многоцветковее)	20, 31
Rumex graminifolius Lambr.	4?
R. montanus Desf.	3 (опр. В. Н. Ворошилов)
R. maritimus L.	Магадан, сорное
R. sibiricus Hult.	18, 42, (24, 26)
Corispermum elongatum Bunge	(11, 24), 29
Polygonum hydropiper L.	29
Stellaria jacutica B. Schischk.	20, 25, 31
S. calycantha (Ledeb.) Bong.	35
S. crassifolia Ehrch.	24
S. humifusa Rottb.	37
S. edwardsii R. Br.	20
S. palustris L.	23, 24
S. peduncularis Turcz. (*S. longipes* Gol.)	(10), 20
**S. sibirica* (Regel et Til.) B. Schischk.	(12), 15, 35
**S. umbellata* Turcz.	35, 37а, 40
Minuartia stricta (Sw.) Hieron	(10), 20
Cerastium arvense L.	2, 3, 8
Merckia physodes (DC.) Fisch.	40, 42, (40а)
Lychis ajanensis Regel	8
L. sibirica L.	33
Gypsophila sambukii B. Schischk.	20, 25
**G. violacea* (Ledeb.) Fenzl	8, 15, 30
Nymphaea tetragona Georgi	6, 27, 28, 42

Nuphar pumilum (Hoffm.) DC.	27, 28
Caltha violacea Khokhr.	37а, 38, 40, 41, (39)
C. palustris L.	20
Trollius chartosepalus Schipcz.	(10, 39, 40а), 40
Anemone sylvestris L.	20, 24, 25, 29—33
Batrachium trichopyllum (Chaix) van der Bossche	40, 42
Batrachium sp.	24
Oxygraphis glacialis (Fisch.) Bunge	19, (10, 18)
Ranunculus affinis R. Br.	15, 20
R. pallasii Schlecht.	37
R. reptans L.	24, 42
R. turneri Greene	40
R. tricrenatus (Rupr.)	37
Thalictrum foetidum L.	(7, 21), 30—33
Papaver hultenii Tolm.	40 (опр. В. В. Петровский)
P. lapponicum (Tolm.) Nordh.	2, 23, 30, 31, 42
P. nivale Tolm.	(15), 20
P. ochotense Tolm.	3, 37, 40
P. paucistamineum Tolm. et Petrovsky	(39), 40 (опр. В. В. Петровский)
Papaver sp. (характеризуется слабо рассеченными листьями и редким опушением)	20, 25
**Corydalis gorodkovii* Karav.	37а, 41
C. magadanica Khokhr.	5
Lepidium apetalum Willd.	29, (13)
Eutrema edwardsii R. Br.	13а, 20
Raphanus raphanistrum L.	Магадан
Dentaria tenuifolia Ledeb.	15, 37
Cardamine conferta Jurtz.	15, 25
C. microphylla Adams	20
C. pedata Regel et Tiling	35, 37а, 40
**C. regeliana* Miq.	35
**C. umbellata* Greene	35
C. victoris N. Busch	5, 35
Neslia paniculata L.	Магадан
Draba alpina L.?	20 (опр. А. Н. Беркутенко)
D. barbata Pohle	20 (опр. Б. А. Юрцев)
D. borealis DC.	37, (39)
D. camtschatica Andrz.	(10, 39), 37
D. fladnizensis Wulf	(10), 22
D. glacialis Adams	20 (опр. А. Н. Беркутенко), (39)
D. juvenilis Kom.	39, 40
D. kusnetsovii N. Busch	35 (опр. А. Н. Беркутенко)
D. micropetala Hook.	(10), 20, 39, 40
D. ochroleuca Bunge?	39 (опр. А. Н. Беркутенко)
D. pilosa DC.	37а, 40
D. pseudopilosa Pohle	40 (опр. Б. А. Юрцев)
D. sibirica L.	(36), 37, 41
Lesquerella arctica (Wormsk.) S. Wats.	20, 25
Arabis hirsuta Scop.	21, 24
A. maximoviczii N. Busch	4, 4а, 5, 11 (опр. А. Н. Беркутенко)
Braja siliquosa Regel	20
B. purpurascens (R. Br.) Bunge?	25 (опр. А. Н. Беркутенко)
Torularia humilis (C. A. Mey.) O. Schulz	25
Erysimum cheiranthoides L.	7
Clausia aprica Korn.-Trotzk.	29
Alyssum biovulatum N. Busch	(21), 30—33
Ermannia parryoides Cham.	13а, 37а, 41
**Gorodkovia jakutica* Botsch. et Karav.	17, 20
Drosera anglica L.	6
Sedum aizoon L.	31, 32
Rhodiola quadrifida Fisch. et C. A. Mey.	19
**Orostachys spinosa* L.	8
Saxifraga calycina Steud.	39, 40
S. caespitosa L.	(10, 39), 20
S. cherlerioides D. Don	35

S. exilis Steph.	23, 24
S. flagellaris Willd.	(10), 20
S. foliolosa R. Br.	26a, 35, 37a, 40
S. grandipetala (Engler et Irm.) A. Los.	19, 20
S. hirculus L.	20, 25, 40
S. kruhseana Fisch.	20, 37a
S. oppositifolia L.	15, 20, 25, (39)
S. porsildiana Jurtz. et Petrovsky	37a, 40 (опр. В. В. Петровский)
Chrysosplenium saxatile Khokhr.	15
Ch. tetrandrum Fries	3, 7
Parnassia kotzebuei Cham. et Schlecht.	37a, 40
Ribes dikuscha Fisch.	11, 15a, 23, 29—33, 42
Spiraea media Schmidt	24, 30—33, 42
Potentilla anserina L.	24, Магадан
P. multifida L.	29
P. stolonifera Lehm.	(2), 35
P. tanacetifolia Willd.	30—33
**P. uniflora* Ledeb.	1, 8
Chamaerodos grandiflora (Pall.) Ledeb.	31
Dryas crenulata Juz.	20, 25
D. grandis Juz.	20, 24, 25
D. integrifolia M. Vahl	20
Acomastylis rossii Greene	40
Padus asiatica Kom.	9, 29, 35, 32a
Astragalus fruticosus Pall.	32, 33
A. inopinatus Boriss.	24, 25
A. maritimus Boriss.	8
A. oroboides Hornem.	20, 21, 24, 25
A. umbellatus Bunge	20, (39)
A. vallicola Gontsch.	8
Oxytropis adamsiana (Trautv.) Vass.	20
O. deflexa DC.	20, 25, 37a (белоцветковая форма)
O. dorogostajskyi Kuzen.	20, 23, 24, 25
O. mertensiana Turcz.	(10, 39), 40
O. scheludjakoviae Jurtz. et Karav.	22, 30, (36)
O. nigrescens (Pall.) Fisch.	20
O. semiglobosa Jurtz.	20 (опр. Б. А. Юрцев), 25
O. trautvetteri Meinsh.	8
O. vassilczenkoi Jurtz.	40, 41, 42
O. evenorum Jurtz. et Khokhr.	35, 37, 40, (36, 40a)
Oxytropis sp. (небольшое растение сухих лиственничников с длинными стрелками и 3—8-цветковыми головками)	20
Hedysarum dasycarpum Turcz.	20, 24, 25, 29, 30, 33
Linum komarovii Juz.	24
Viola ircutiana Turcz.	24
V. mauritii Tepl.	(10a), 24, 36
Epilobium anagallidifolium Lam.	8
E. davuricum Fisch.	40
Circaea alpina L.	35
Myriophyllum verticillatum L.	(11), 29, 42
Hippuris tetraphylla L. fil.	(2), 37
Bupleurum americanum Coult. et Rose	8
Cnidium cnidiifolium (Turcz.) B. Schischk.	20, 24, 42
Angelica gmelinii (DC.) M. Pim.	37
Pachypleurum alpinum Ledeb.	(10, 21), 39, 40a, 40, 41
**Conioselinum victoris* B. Schischk.	(34), 40
Phlojodicarpus villosus Turcz.	37a
Ramischia secunda (L.) Garcke	8, 9
Rhododendron adamsii Rhed.	20, 25 (верховья р. Делянкир)
**R. camtschaticum* Pall.	40
Cassiope lycopodioides (Pall.) D. Don	1
Oxycoccus quadripetalus (L.) Gilib.	6
Primula faurei Franch.	5
P. sibirica Jaq.	20
Androsace bungeana Schischk. et Bobr.	20, 25, 37a, 39
A. gorodkovii Karav.	(10), 17
Naumburgia thyrsiflora (L.) Reichb.	(11), 42
Phlox sibirica L.	29, 42
Armeria arctica (Cham.) Wallr.	(21, 39), 35
Gentiana acuta Michx.	1, 21, 29
G. nutans Bunge	21

Lomatogonium rotatum (L.) Fries	16, 21, 29
L. carinthiacum (Wulf) A. Br.	2
Lappula deflexa Wahlenb.	35
L. echinata Gilib.	24, 29
Eritrichium ochotense Jurtz. et Khokhr.	17
E. sericeum (Lam.) DC.	8, 29—33, (36)
**Dracocephalum palmatum* Steph.	8
D. stellerianum Hildebr.	20, 25
Galeopsis tetrahit L.	Магадан, сорное
Linaria acutifolia Fisch.	29, 32
L. vulgaris Mill.	Магадан, 25, (26, 29)
Limosella aquatica L.	29, 35, 37
Veronica incana L.	29—33
V. longifolia L.	24, 29, 32а
Lagotis glauca Gaertn.	(34)
Castilleja hypoarctica Rebr.	30, 42, (36)
C. pavlovii Rebr.	20, 25
**Pedicularis adamsii* Hult.	3
P. adunca Bieb.	21а, 24, 37
P. capitata Adams	(3, 12, 36, 39), 20, 37а, 40
P. hirsuta L.	20 (опр. Б. А. Юрцев)
P. langsdorfii Fisch.	40 (опр. В. В. Петровский)
P. sceptrum-carolinum L.	4, 20, 24, 37, 40
P. venusta Schang.	42
P. verticillata L.	5, 20, 35, 37а
P. willdenovii Hult.	40 (опр. В. В. Петровский)
Pedicularis sp. (сходен с *P. lanata*, но почти голый, с вытянутыми коробочками)	1, 12, р-н Охотска
P. tristis L.	(10), 20, 25
Utricularia vulgaris L.	29, 42
U. minor L.	24, 26
Galium dahuricum DC.	(11), 25, 42
Campanula dasyantha Bieb.	20, 25
C. lasiocarpa Cham.	1
C. turczaninovii Fed.	24, 25
Aster alpinus L.	8, 20, 25, 30
Erigeron humilis Graham	40
E. silenifolius (Turcz.) Botsch.	(10б), 20
Antennaria villifera Boriss.	20 (опр. Б. А. Юрцев)
Matricaria phaeocephala (Rupr.)Steph.	2
Dendranthema mongolicum (Ling.) Tzvel.	20, 25, 31, 33
Leucanthemum vulgare Lam.	11
Pyrethrum bipinnatum (L.) Willd.	(10)
Artemisia dracunculus L.	32, 33
A. frigida Willd.	29—33, (40а)
A. laciniatiformis Kom.	(21), 33
A. leucophylla (Bess.) Turcz.	1, 2, 3, 8, 12, 21
A. santolinifolia Turcz. ex Bess.	(21), 32, 33
A. sieversiana Willd.	29
A. tanacetifolia L.	(3), 8
Arnica frigida Fisch.	37а, 40, 41, 42
A. iljinii (Maquire) Iljin	20, 21
A. intermedia Turcz.	20, 24, 25
Senecio campester (Retz.) DC.	8, 20, 29
S. cannabifolius Less.	35
S. frigidus Less.	39, 40
S. jacuticus B. Schischk.	20
S. subfrigidus Kom.	20, 34, 35, 40
Saussurea schanginiana (Wydd.) Fisch.	20 (опр. Б. А. Юрцев)
Saussurea sp., характеризуется жесткими черешковыми прикорневыми листьями	20
Taraxacum arcticum (Trautv.) Dahl.	(18), 20, 40
Taraxacum sp. (характеризуется очень длинными стрелками и черноватыми листочками обертки)	(13, 10б).
Crepis chrysantha (Ledeb.) Turcz.	(10, 10б), 37а
C. gmelinii (L.) Tausch	15, 21, 22
Hieracium umbellatum L. s. l.	8, 24, 25, 29, 30

Институт биологических проблем Севера
ДВ НЦ АН СССР,
Магадан.

Получено 3 I 1975 г.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 634.948 : 633.872 (477)

Ю. Р. Шеляг-Сосонко. Ліси формації дуба звичайного на територї Украіни та іх еволюція (Леса формации дуба черешчатого на территории Украины и их эволюция). Изд. «Наукова думка», Киев, 1974 : 1—240. Ц. 1 р. 81 к.

B. M. MIRKIN. *YU. R. SHELYAG-SOSONKO.* THE FORESTS OF *QUERCUS ROBUR* FORMATION ON THE TERRITORY OF UKRAINE AND THEIR EVOLUTION. 1974

Во введении к книге Ю. Р. Шеляг-Сосонко указывает, что леса из дуба черешчатого составляют примерно четверть общей площади лесов Украины. История изучения дубняков Украины охватывает период свыше 130 лет. Опубликовано по ним около 150 научных работ, однако значительная часть публикаций не касается фитоценологии дубняков; другая часть, в целом фитоценологическая, по постановке вопросов не содержит подробных диагнозов выделяемых единиц, исследования выполнены на разном методическом уровне, что затрудняет воссоздание целостной картины растительности украинских дубрав. Автор рецензируемой монографии поставил своей задачей восполнить имеющийся пробел в изучении дубовых лесов Украины.

В основу исследования положен значительный фактический материал — 1718 описаний пробных площадей размером 0.5 (реже 0.25) гектара, причем большая их часть (1383) выполнена в коренных или квазикоренных сообществах.

Методика обработки полученных данных в работе не излагается, хотя можно полагать, что в ее основе лежит сортировка описаний по характеру доминантов. Размер пробной площади соответствует задаче лесоведческого характера — изучению количественных характеристик древостоя. Для решения чисто геоботанических вопросов закладка столь больших площадей вовсе не обязательна; более того, работа на слишком больших площадках приводит к перерасходу времени и, если учесть сложный рельеф украинских дубрав, к снижению уровня гомогенитета описываемых фрагментов растительности. Быть может именно поэтому доля постоянных видов в выделенных ассоциациях не превышает 20%. Однако большие пробные площади имеют свои достоинства и прежде всего полный охват флоры, поэтому наше замечание следует рассматривать как предложение «в порядке постановки вопроса».

Историю изучения дубрав Украины Шеляг-Сосонко рассматривает в рамках четырех периодов.

1. 30—90-е годы XIX столетия (Фогель, Г. Билецкий, В. М. Черняев, В. М. Гуцевич).
2. 90-е годы XIX столетия—20-е годы XX столетия (А. Н. Краснов, Г. И. Танфильев, В. И. Талиев, П. Прохоров, Г. Н. Высоцкий, И. К. Пачоский).
3. 20—30-е годы XX столетия (Е. М. Лавренко, И. Меткиевский, Г. Ф. Морозов, А. В. Фомин, Ю. Д. Клеопов, М. И. Котов).
4. Период после 30-х годов XX столетия (Е. М. Лавренко, Ю. Д. Клеопов, В. Шафер, Ю. Х. Молотковский, Г. И. Билык, Ф. А. Гринь, Н. И. Косец, Д. Я. Афанасьев, М. А. Бухало, О. Н. Моляка, Л. С. Балашев, С. М. Стойко, С. О. Мулярчук и др.).

Отдельно автор рассмотрел работы экологического (фитотопологического) направления (Д. В. Воробьев, П. С. Погребняк, П. П. Кожевников, А. П. Бельгард, Д. Д. Лавриненко).

В заключение исторического экскурса, еще раз подчеркнув разный методический уровень выполненных работ, Шеляг-Сосонко делает попытку разбить все выделенные ассоциации (85 единиц) на группы: а) малоустойчивые сукцессионные стадии растительности (т. е. производные доминантные ассоциации) (42); б) единицы неопределенного объема (21); в) фрагменты ассоциаций (4); г) субассоциации (4); д) коренные ассоциации (14).

Реферируя эту любопытную схему, отметим, что трактовка ассоциации по В. Н. Сукачеву, которой придерживался автор, позволяет достаточно существенно варьировать ее объем, т. е. дает возможность проявляться такту геоботаника. Поэтому границы между ассоциациями, субассоциациями и их фрагментами не формализованы, в их различении возможны ошибки.

Следующая глава книги — «Природно-исторические условия изученной территории», в ней рассматриваются основные черты климата, геологического строения, рельефа и почвенного покрова. Очерк написан лаконично и целенаправленно.

Оригинальностью постановки вопроса отличается глава «Основные закономерности распространения дубовых лесов Украины». Автор связывает распространение дубовых лесов в первую очередь со сложными формами рельефа; он считает, что возникновение этих форм (в конце валдайского оледенения) за счет процессов эпейрогенеза и углубления базисов эрозии послужило основным фактором вытеснения сосновых лесов дубняками. Связь дубрав с рассеченным рельефом объясняется им не вертикальной зональностью, а особенностями почвенно-грунтовых условий. Отсюда главная роль отводится не абсолютной, а относительной высоте над уровнем моря и экспозиции, т. е. факторам, определяющим сток и аккумуляцию.

Приводимые в книге 12 схематических профилей облегчают читателю познание сложной топографической мозаики ассоциаций дубовых лесов.

Обсуждение географических закономерностей распространения дубрав продолжается также в главе «Геоботаническое районирование территории распространения лесов формации дуба черешчатого». Автор руководствуется теоретической схемой геоботанического районирования СССР, нашедшей наиболее полное выражение в работах Е. М. Лавренко. Схема районирования Украины во многом уточнена и дополнена, характеристика выделенных единиц насыщена сведениями о распространении дубрав. В качестве критических замечаний можно высказать лишь следующее.

Автор вместо 17 округов, принятых в схеме геоботанического районирования СССР, выделяет 28. В то же время он не использовал ранг геоботанического района, хотя эта единица при такой детальной характеристике растительности была бы особенно уместной. Создается впечатление, что автор несколько «мельчит» объем геоботанического округа, отождествляя его с геоботаническим районом. Неясно также, почему было нужно отказаться от принятого в СССР ранга «геоботаническая область», и заменить его на «зону»? Можно пожелать автору в дальнейшем при районировании растительности шире использовать флористические критерии, позволяющие строже выдерживать объем единиц разных рангов. Перспективность такого подхода недавно была убедительно показана З. В. Карамышевой и Е. И. Рачковской (1973).

Главы «Фитоценотипы» и «Ареал дуба черешчатого и его строение», пожалуй, представляют наибольший интерес, если оценивать вклад рецензируемой монографии в теорию фитоценологии. Никто в последние годы так целенаправленно и плодотворно не разрабатывал проблему фитоценотипов, как Шеляг-Сосонко. Им предлагается различать три категории фитоценотипов: видовые (виды со сходным в фитоценотическом отношении строением ареала), популяционные (по позиции вида в конкретных фитоценозах) и региональные (по позиции вида в пределах района, где он представлен преимущественно одним популяционным фитоценотипом).

При столь тщательном анализе фитоценотической позиции вида в разных частях ареала внутри области его распространения выделяются хорионы («подареалы», где вид преимущественно распространен в одном и том же фитоценотическом качестве). Кроме хорионов, предлагается выделять также популяционные фитоценотические ареалы видов, где вид может встретиться (не преобладать!) в качестве одного и того же популяционного фитоценотипа. Вполне очевидно, что хорионы уже, чем фитоценотические ареалы. Хорионы исключают друг друга, фитоценотические ареалы — налагаются.

Большим достоинством работы Шеляг-Сосонко является то, что он анализирует ареал дуба черешчатого как целое, не замыкаясь в границах Украины. При обсуждении «заграничных» частей ареала широко привлекается обширная иностранная литература, что сближает этот раздел с лучшими сторонами теоретических подходов, принятых школой сигматистов (последователей Браун-Бланке).

Несколько слов о конкретной реализации принципов Шеляг-Сосонко при построении системы фитоценотипов. Эта система была опубликована несколько лет назад, и, в целом положительно оценив ее направленность, новизну и теоретическую последовательность, мы испытали в то же время и элементы негативных эмоций из-за отпугивающей ее дробности и сложной терминологии. Казалось бы, что со временем у автора новой системы возникнет стремление упростить ее (ведь одних доминантов выделено 11 категорий!), так как различать соэдификатор, субэдификатор и семиэдификатор или установить, что это эдификатор именно второго ранга, а не первого и не конэдификатор, на практике бывает часто почти невозможно, если не заниматься схоластическим теоретизированием за столом. Однако и в этой книге система фитоценотипов все так же сложна, что усугубляется отсутствием определений для каждой категории фитоценотипов. Все это, несмотря на очевидные достоинства подхода Шеляг-Сосонко к проблеме фитоценотипов, снизит возможное число лиц, которые примут его теоретические разработки.

В главе «Фитоценотическая классификация дубовых лесов Украины» автор обсуждает состояние проблемы классификации, подтверждая свою верность платформе школы В. Н. Сукачева (выделение ассоциаций по доминантам всех ярусов, использование таксона «формация»). В то же время принципы Сукачева использованы им творчески (и только для выделения коренных ассоциаций), что позволило отбирать доминанты травяного яруса и подлеска, которые индицируют условия экотопов.

Радует то, что автором выделено только 43 единицы, так как при доминантной трактовке ассоциации иногда их выделяют сотни. Это уже заслуга такта автора.

Производные ассоциации остались за рамками книги и, быть может, автору в дальнейшем следует написать специальную работу о дигрессионных рядах дубовых лесов Украины.

Глава «Фитоценотическая характеристика дубовых лесов из дуба черешчатого на территории Украины» представляет достаточно обширный (свыше 60 страниц) кон-

спект выделенных единиц. Конспект написан ярко, с показом всех основных черт выделенных ассоциаций. И все-таки форма именно словесного описания классификационных единиц не может вполне удовлетворить, и невольно вспоминаешь полезный опыт Д. Н. Сабурова (1972), который охарактеризовал выделенные ассоциации синтетической таблицей. В таком варианте книга оказалась бы более информативной и ее достоинства и недостатки выявлялись бы несравненно яснее.

Кстати, автор неправильно называет видовой насыщенностью общее количество видов, встреченных во всех сообществах ассоциации. Видовая насыщенность — это число видов, встреченное на одной пробной площади.

В главе «Эволюция дубовых лесов» автор выступает как эрудированный палеоботаник-географ, умеющий по-своему трактовать обширную и весьма противоречивую литературу. Вопросы филоценогенеза дубрав Украины — бесспорно удачные страницы книги.

Последняя глава «Лесохозяйственная характеристика дубовых лесов и перспективы их охраны» обсуждает насущную проблему оптимизации отношений природы и человека.

Заканчивая рецензию, остается выразить общее удовлетворение вышедшей книгой. Мы сосредоточили внимание на критике частных недостатков монографии именно потому, что не опасались повлиять таким образом на высокую в целом оценку фундаментального труда Ю. Р. Шеляг-Сосонко.

И еще два пожелания издательству «Наукова Думка». Следует завершить книгу резюме хотя бы на русском языке и приводить списки растений с указанием украинского и латинского названий; это будет способствовать расширению контингента читателей научной литературы по ботанике на украинском языке.

ЛИТЕРАТУРА

Карамышева З. В., Е. И. Рачковская. (1973). Ботаническая география степной части Северного Казахстана. — Сабуров Д. Н. (1972). Леса Пинеги.

Б. М. Миркин.

Башкирский филиал
Академии наук СССР,
г. Уфа.

Получено 14 VIII 1974.

УДК 019.941 : 581 : 41 : 581.321.1 : 582.5/9

М. И. Савченко. Морфология семяпочки покрытосеменных растений. Изд. «Наука». 1973 : 1—110, 86 рис., 403 назв. в библиогр.

E. S. TERYOKHIN. *M. I. SAVCHENKO.* SEEDBUD MORPHOLOGY OF ANGIOSPERMOUS PLANTS. 1973

Работа М. И. Савченко «Морфология семяпочки покрытосеменных растений» — ценная монография, основанная на собственных многолетних исследованиях автора.

Монография состоит из 10 основных разделов, освещающих все аспекты наших современных знаний о семяпочке. Должное место в работе Савченко отведено исследованиям отечественных морфологов, анатомов и эмбриологов растений. Следует отметить, что столь полное и всестороннее описание анатомии и морфологии семяпочки покрытосеменных растений не имеет прецедента ни в отечественной, ни в зарубежной ботанической литературе.

Среди наиболее интересных следует упомянуть разделы, посвященные морфологическим типам семяпочек, их строению и развитию, разделы о редукции и морфологической природе семяпочек. Интересен также и раздел «Ариллусы», написанный Г. А. Комар под руководством автора монографии. Изложенный материал иллюстрирован большим числом (86) преимущественно оригинальных рисунков.

Заключительные разделы книги Савченко посвящены обсуждению некоторых общих теоретических вопросов морфологии, проблемам эволюционного преобразования семяпочек и их происхождения. Наиболее интересен в этой связи раздел «Морфологическая природа семяпочки», основанный на широком историко-литературном анализе проблемы и написанный живым и ярким языком. Савченко выдвигает здесь свою оригинальную гипотезу о происхождении семяпочки покрытосеменных растений. Ею пересмотрена и существенно дополнена классификация основных морфологических типов семяпочек.

Книга Савченко снабжена развернутой аннотацией, большим библиографическим списком (более 400 названий) и предметным указателем.

К сожалению, не везде достаточно хорошо отредактирован текст книги. Это относится также и к подписям под рисунками. Подобные погрешности приводят иногда

к искажению научного смысла того или иного факта. Так, например, лизис нуцеллуса семяпочки неправильно назван автором редукцией (рис. 12), а проводящая система, оказывается, отсутствует не только в семяпочке, но даже и в плаценте подъельника (рис. 70). Неудачны, на наш взгляд, изложенные автором соображения о классификации семяпочек по их положению в завязи. Из текста неясно, какой критерий положен автором в основу разделения типов семяпочек по их положению в завязи (стр. 14). Не всегда соответствует известному фактическому материалу представление Савченко о редукции семяпочек в порядке *Santalales*, и особенно в семействе *Balanophoraceae* (стр. 86).

Эти критические замечания отнюдь не снижают значения монографии как большого научного достижения, исчерпывающего учебного пособия и основательного справочного руководства. Книга Савченко издана явно недостаточным тиражом (1500 экземпляров) и уже сейчас стала библиографической редкостью. Публикацией монографии М. И. Савченко «Морфология семяпочки покрытосеменных растений» сделано большое и нужное дело.

Э. С. Терехин.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 3 I 1975.

УДК 019.941 : 581.3 : 633.11

Т. Б. Батыгина. Эмбриология пшеницы. Изд. «Колос». Л., 1974 : 1—206, с иллюстр.

G. V. KANDELAKI, M. M. YAKUBZINER, V. F. DOROFEEV.
T. B. BATYGINA. EMBRYOLOGY OF WHEAT. 1974

Вышедшая в свет в издательстве «Колос» монография Т. Б. Батыгиной «Эмбриология пшеницы» является результатом 20-летнего труда автора. В монографии приводятся детальные описания эмбриологических процессов у полиплоидного ряда пшениц; описание эмбриологических процессов дано не только в норме, но и при гибридизации, полиплоидии, воздействии различных внешних факторов.

Многими исследованиями доказано, что данные эмбриологии растений представляют не только теоретический, но и практический интерес, так как, кроме выяснения систематических и филогенетических взаимоотношений между таксонами, они способствуют рациональной постановке генетико-селекционных работ. Книга Батыгиной является еще одним основательным подтверждением вышесказанному.

В литературе, как отечественной, так и зарубежной, до сих пор еще не было такой полной и многосторонней монографии не только по пшенице, но и по другим злакам. Эта монография столь важной культуры, как пшеница, по широте и глубине разработки, по важности затронутых в ней проблем (отдаленная гибридизация, полиплоидия, происхождение однодольности, эволюционное положение злаков) может служить примером для аналогичных исследований с другими культурами.

В монографии дан обширный критический обзор литературы, четко высказаны суждения автора по тем или иным вопросам, уточнен ряд спорных вопросов в частной эмбриологии пшеницы. Существенное значение имеет установленный Батыгиной факт одинакового формирования генеративной сферы и осуществления процесса оплодотворения и эмбриогенеза для представителей всего полиплоидного ряда *Triticum*. Как подчеркивает П. М. Жуковский, автором книги доказано, что «ни сложная эволюция и дифференциация рода пшеницы, включая плоидность, ни многовековая культура, ни расширение ареалов не затронули процесса воспроизведения потомства и сохранения вида». Напомним, что ряд ботаников, в том числе Линк (Link) в XIX веке и Ф. Филипченко в 20-х годах текущего столетия, рассматривали пшеницы однозернянки как особый род, исключая его из рода *Triticum*. Современный шведский генетик Мак-Кей также сохранил в системе *Triticum* лишь аллоплоидные виды, а 14-хромосомные виды отнес к роду *Critodium* Link. Исследования Батыгиной не оправдывают этого принципа в систематике пшеницы и одновременно служат новым подтверждением закона гомологических рядов Н. И. Вавилова.

Весьма существенно, что автор книги уделила большое внимание коррелятивным связям между развивающимися генеративными органами и эмбриональными процессами, проходящими в них. Это позволило автору выявить основные типы нарушений эмбриологического развития при отдаленной гибридизации на основе сравнительного изучения корреляций нормального развития и их отклонений в связи с гибридизацией.

Особое место отведено в монографии эмбриогенезу пшениц в связи с большой дискуссией в литературе по вопросу об эволюционном становлении монокотилии. Батыгина выявила ряд новых существенных фактов по становлению и развитию зародыша, которые позволили ей выдвинуть достаточно обоснованное толкование эмбриогенеза

злаков вообще, подчеркнуть их своеобразие и обособленное положение среди однодольных, представление о них как об очень специализированной категории и выделить особый тип развития зародыша Poaceae-тип.

Как мы уже отмечали, процесс оплодотворения у пшениц впервые столь подробно описан Батыгиной как в норме, так и при отдаленной гибридизации, но, кроме того, впервые же ею при исследовании семяпочки пшеницы установлено наличие гипостазы, клеток обкладки и каллозных оболочек у макроспор.

Очень желательно было бы при переиздании книги включить данные эмбриологии, относящиеся к видам *Triticum timopheevii* и *T. zukovskyi*, у которых геномный состав иной, чем у других тетраплоидных и гексаплоидных пшениц. Следует также подробнее осветить процесс деления генеративного ядра микроспоры и формирования спермиев.

Книга хорошо оформлена, написана ясно и просто, хорошим литературным языком, читается легко и с интересом.

Монография Батыгиной — большой оригинальный труд, имеющий теоретическое и практическое значение в биологии и селекции пшениц. Эта книга несомненно заинтересует широкий круг исследователей пшениц — специалистов разных профилей: генетиков и цитогенетиков, физиологов и селекционеров.

Г. В. Канделаки, М. М. Якубцинер,
В. Ф. Дорофеев.

Всесоюзный
институт растениеводства,
Ленинград.

Получено 31 I 1975.

УДК 019.941 : 634.942+581.543 : 582.47

Н. Е. Булыгин. Дендрология. Фенологические наблюдения над хвойными породами. Учебное пособие для студентов лесохозяйственного факультета. Лесотехническая академия им. Кирова, 1974 : 1—84, с иллюстр.

Г. Д. Ярославцев, Н. Е. Булыгин, С. И. Кузнецов, Г. С. Захаренко. Фенологические наблюдения над хвойными. Методические указания. Никитский бот. сад, Ялта, 1973 : 49, иллюстр., ротапринт

G. E. SHULTZ, *N. E. BULYGIN*. DENDROLOGY. OBSERVATIONS ON CONIFEROUS SPECIES. 1974. *G. D. YAROSLAVTSEV, N. E. BULYGIN, S. I. KUZNETSOV, G. S. ZAKHARENKO*. PHENOLOGICAL OBSERVATIONS OF CONIFERS. 1973

Основу обоих методических пособий составляют указания к ведению фенологических наблюдений над модельными экземплярами произрастающих в СССР в грунте хвойных пород, местных и интродуцированных. Программа наблюдений над внепочечным формированием побегов представляет собой усовершенствованную программу фенологических наблюдений над деревьями и кустарниками, предложенную С. Я. Соколовым (1952). Автор этого раздела, Н. Е. Булыгин, четко разграничил наблюдения над вегетативными и генеративными побегами. Сезонное развитие побегов разбито им на этапы: вегетативных побегов — на 4, генеративных—на 5. Каждый этап заключает от 2 до 8 фенофаз. Всего весь цикл развития содержит 25 фенофаз у вегетативных и 27 фенофаз у генеративных побегов. Центральной частью обоих пособий является обстоятельная диагностика фенофаз, подробно излагающая их морфологические особенности у каждого рода, а где требуется — и у каждого вида хвойных. Этот раздел богато иллюстрирован оригинальными рисунками. Следует пожелать, чтобы обстоятельная диагностика фенофаз, подобная рецензируемой, стала бы обязательной частью инструкций по ведению фенологических наблюдений.

Каждому из двух изданий присущи особые черты, связанные с их различной целенаправленностью. Первое (Булыгин. Дендрология) — учебное пособие для студентов. Оно содержит ряд общих сведений по фитофенологии и использованию фенологических наблюдений. Сведения эти представляют интерес для широкого круга фенологов и ботаников. На стр. 3 фенология определяется как наука, изучающая периодичность жизни растений и животных или их биоценозов в связи с годичным циклом погодных условий. Трактовка понятия «фенология» еще далека от единства. Рецензент приветствует усиление экологического акцента в приведенном определении, в противовес трафаретному, узко морфологическому. Возможен упрек лишь в том, что в определении не указывается четкой границы между аспектами сезонной периодичности организмов и их сообществ, относящимися к фенологии или к другим разделам экологии. В главах 1-й и 2-й пособия дается полезный обзор видов фитофенологических наблюдений, связанных с ними терминов, а также уделяется внимание вопросам их организации. Особое

внимание, с применением математических методов, уделяется подбору модельных растений. Центральная, третья глава содержит программу наблюдений и диагностику фенофаз. В гл. 4-й и 5-й излагаются формы записей и отчетов. Здесь читатель познакомится также с наблюдениями над видовыми популяциями и иными группами растений. Особый интерес представляет последняя, 6-я глава основного текста. В ней приводятся оригинальные примеры научных обработок накопленных фенологических данных, вычисления средних многолетних фенодат и фенологических лагов (межфазных периодов), степени изменчивости этих величин. Убедительно доказывается существенность различий в сроках наступления весенних фенофаз у лиственниц разного возраста. Несомненный интерес представляет календарь «цветения» и обсеменения полутора десятка видов хвойных в условиях открытой культуры в Ленинграде. В конце книги помещен хорошо подобранный список литературы из 50 названий.

Вторая рецензируемая брошюра (Г. Д. Ярославцев и др. Фенологические наблюдения над хвойными) предназначена для специалистов. Методические вопросы фенологических наблюдений разработаны в ней глубже. Брошюра содержит систему из пяти программ. Первая — наблюдения за внутрипочечным формированием вегетативных побегов, вторая — генеративных побегов (микро- и мегастробилов). Эти две программы, составленные Н. Е. Булыгиным, вполне оригинальны. Третья и четвертая программы посвящены наблюдениям за внепочечным формированием вегетативных и генеративных побегов. Наконец, пятая содержит методические указания к наблюдениям за ростом корней. Третья и четвертая программы почти идентичны программам в «Дендрологии» Булыгина, а пятая, излагающая вариант траншейного метода, принадежит Ярославцеву. За программами следует, как и в «Дендрологии», обстоятельная иллюстрированная диагностика фенофаз, являющаяся наиболее ценной частью обоих изданий. Помимо обычной системы буквенных индексов для обозначения фенофаз, авторами разработана оригинальная система цифровых индексов, каждый состоит из четырех цифр. Эта система призвана облегчить обработку массовых наблюдений электронно-вычислительными машинами.

Оба издания являются ценным вкладом в методическую литературу по изучению сезонной динамики деревьев и кустарников. Следует надеяться, что за рассмотренными пособиями последуют аналогичные программы-диагностики для покрытосеменных деревьев и кутарников, а затем и для остальных жизненных форм растений.

Г. Э. Щульц.

Ленинград.

Получено 16 X 1974.

ХРОНИКА

УДК 727.65 : 58.006.12 : 001 (47+57)

Л. С. Демидова, В. Б. Куваев, Н. А. Ларионова

ГЕРБАРИЙ ВСЕСОЮЗНОГО НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОГО ИНСТИТУТА ЛЕКАРСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ

L. S. DEMIDOVA, V. B. KUVAJEV, N. A. LARIONOVA. HERBARIUM OF THE ALL-UNION SCIENTIFIC RESEARCH INSTITUTE OF MEDICINAL PLANTS

Гербарий Всесоюзного научно-исследовательского института лекарственных растений (ВИЛР) выполняет как задачи, общие для большинства гербариев (Павлов, 1960; Липшиц, Васильченко, 1968; Cronquist и др., 1968; Лавренко и др., 1973; Скворцов, Проскурякова, 1973), так и некоторые специфические функции. К последним относятся диагностика лекарственного растительного сырья, поступающего в ВИЛР из разных источников, участие в составлении карт ареалов лекарственных растений и особенно обеспечение микрохимической и медикобиологической оценки растений при поисках новых лекарственных видов на основе хемосистематических данных.

Создание Гербария было начато Н. Н. Ворошиловым в 1948 г. Первым организатором систематических гербарных коллекцией института является ныне заведующий лабораторией мобилизации и картирования лекарственных растений А. И. Шретер. Специальный зал (87 кв. м) для размещения коллекций был выделен в главном корпусе института в 1952 г. Штат Гербария сейчас включает 1 научного сотрудника и 2 лаборантов. Пополнение коллекционных фондов ведется за счет экспедиций, ежегодно направляемых институтом в различные районы Советского Союза (Дальний Восток, Забайкалье, Алтай, Средняя Азия, Кавказ и др.) и в отдельных случаях в зарубежные страны, а также путем обмена и целенаправленного коллекционирования силами сотрудников Гербария. Гербарий развивается весьма интенсивно, что иллюстрируется следующими данными. В 1967 г. главный фонд Гербария, включающий отечественную флору, насчитывал 5240 листов, в 1968 — 6465, в 1969 — 6900, в 1970 — 7960, в 1971 — 8800, в 1972 — 9520, в 1973 — 10 280, в 1974 — 11 080, т. е. за 8 лет фонд удвоился. О качественном его росте за те же годы говорит пополнение новыми видами, составившее соответственно 350, 176, 120, 375, 126, 58, 70, 100, а всего за 8 лет — 1375 новых видов. Передача по обмену другим учреждениям за те же годы составила 5115 листов 4256 видов.

На основе перечисленных поступлений созданы следующие фонды (отделы) Гербария.

1. Фонд отечественной флоры (основной фонд) — 42 952 листа, 11 080 видов. Это главное пособие для работы по систематике и географии растений СССР, для специалистов Института и приезжающих ученых.

2. Дублетный фонд отечественной флоры — 9366 листов, 3965 видов. Используется для обмена с другими гербариями, проведения микрохимических анализов и медико-биологических исследований при поисках новых лекарственных растений и т. д.

3. Фонд зарубежной флоры — 3216 листов, 1978 видов. Необходим прежде всего для определения растений, интродуцируемых в Ботаническом саду и на зональных станциях ВИЛР из зарубежной флоры, при подготовке к заграничным экспедициям и т. д. В этом фонде представлены преимущественно растения из флоры МНР, КНР, ДРВ, Албании.

4. Демонстрационный фонд — 2470 листов, 720 видов. Этот фонд включает виды лекарственных растений, входящие в Государственную фармакопею СССР, разрешенные к медицинскому применению Министерством здравоохранения СССР, и некоторые важнейшие народно-медицинские лекарственные растения. Фонд предствляет собой уникальную коллекцию лекарственных растений, имеющую общесоюзное значение и определяющую специфику Гербария ВИЛР.

5. Гербарий Ботанического сада ВИЛР — 4135 листов, 2117 видов. Виды лекарственных растений, культивируемые в настоящее время или произраставшие в прошлом в Ботаническом саду ВИЛР.

6. Фонд специально исследуемых и культивируемых растений — 456 листов, 226 видов. Документальный гербарий растений, проходящих химические и медико-биологические исследования в Институте на предмет создания новых лекарственных препаратов, а также видов, переданных для разработки препарата на завод ВИЛР, интродуцируемых и культивируемых или представляющих образцы с зарослей лекарственных растений, выявленных при разведке природных запасов сырья.

Всего на январь 1975 г. во всех фондах Гербария ВИЛР насчитывалось 62 595 листов.

Вне фондов имеются коллекции, ждущие своей обработки, объемом свыше 12 тыс. листов; основу их составляет гербарий, переданный из Всесоюзного научно-исследовательского химико-фармацевтического института им. Орджоникидзе (ВНИХФИ). Общая численность коллекций Гербария ВИЛР достигает примерно 74 000 листов.

По классификации А. К. Скворцова и Г. М. Проскуряковой (1973), наш Гербарий относится к группе малых гербариев. Однако при увеличении площади гербарного зала (так, например, площадь гербарного зала Главного ботанического сада АН СССР равна 280 кв. м) и с необходимым увеличением количества гербарных шкафов он вскоре перейдет в ранг средних гербариев (с коллекцией растений порядка 200 тыс. листов). Увеличение площади и емкостей хранения позволит создать нормальные условия для размещения и использования коллекций Института и резко повысит эффективность его в общей системе работ ВИЛРа. Кроме того, это дало бы возможность организовать издание эксикат лекарственных растений и гербарных комплектов растений для химико-фармацевтических институтов и факультетов университетов, фармацевтических училищ и других специальных учебных заведений.

Одна из основных задач Гербария ВИЛРа — иметь возможно более полную справочную коллекцию видов растений, произрастающих в Советском Союзе. Это необходимо для организации научного поиска новых лекарственных видов по систематическому методу и для обработки коллекций, поступающих от любых экспедиций Института, из самых различных природных районов.

В настоящее время на базе Гербария ведутся работы: по систематике лекарственных растений, опирающиеся на изучение морфологических и иных диагностических признаков; исследования по распространению видов в природе; по гербарным и литературным материалам составляются карты ареалов, а также проводятся хемотаксономические изыскания. Для лучшего обеспечения этих работ организуются экспедиционные выезды в природу и хозяйства, возделывающие лекарственные растения, с целью сосредоточения в коллекциях максимального формового разнообразия видов используемых медициной. Выявленные в ходе систематических и хемотаксономических исследований перспективные объекты передаются на углубленное изучение.

Карты ареалов представляют собой исходный материал для организации работ по оценке запасов лекарственных растений. При правильной постановке такие работы по изучению ресурсов не могут быть начаты без знания районов распространения подлежащих исследованию растений; эти работы будут наиболее эффективны в том случае, если они ведутся в пределах ценоареала изучаемого вида. Но до начала выявления ценоареала растения надо знать его ареал. Поэтому работы по созданию карт ареалов лекарственных растений на базе Гербария имеют большое значение для нашего Института.

В Гербарии имеется типовой материал, включающий 16 наименований (не считая материалов, намеченных к описанию).

1. *Acanthophyllum gypsophiloides* Regel var. *papillatum* Kuv. et Juch. 1971, Растит. ресурсы, VII, 4 : 1529. Ташкентская обл., в 2 км от правого берега р. Ангрен на адырах Чаткальского хр., у ст. Акча, 800 м над ур. м., 8 VII 1969, И. Мотхин, Д. Юханов.

2. *Delphinium blagovetschenskii* Gub. et Trus. 1969, Бюлл. МОИП, отд. биол., 6 : 81. Казахстан. Джунгарский Алатау. Склоны ущелья по р. Коксу, в 7 км выше пос. Коксу, 1300 м над ур. м., 7 VII 1967. И. А. Губанов, Б. А. Трусов. Isotypus; typus MW, isotypus LE.

3. *Draba insularis* Pissjauk. 1966, Фл. Мур. обл., 5 : 534 (=*D. valida* Pissjauk. 1956. Фл. Мурм. обл., 3 : 370). О. Ламбин, вторая луда от о. Гарь. На наносной почве по щелям и понижениям, 2 VII 1949, Н. Парфентьева. Isotypus; typus LE. Проверено автором вида В. В. Письяуковой.

4. *Crataegus sphaenophylla* Pojark. 1939, Фл. СССР, 9, Addenda VIII : 502. Крым, Карадаг, окр. биостанции, 25 V 1962, В. Косых. Topotypus; typus LE.

5. *Scaligeria refracta* M. Pimen. 1975, Бюлл. МОИП, отд. биол. Tadshikistania, jugum Karateginum, ad fontes fl. Iljak, prope pagum Kaftagysar, 30 VII 1969, M. G. Pimenov. Isotypus.

6. *Seseli luteolum* M. Pimen. 1974, Бот. ж., 59, 3 : 371. Киргизия, долина р. Кокомерен, 24 VII 1970, М. Пименов, К. Боряев, Isotypus; typus LE.

7. *Seseli tenellum* M. Pimen. 1974, Бот. ж., 59, 3 : 373. Kirghizia, Tian-schan occidentalis, valle fl. Chatkal infra pagum Jangi-basar, saxa et declivia lapidosum contra ostium fl. Ters. 1 VIII 1970, M. G. Pimenov. Isotypus; typus LE.

8. *Angelica adzharica* M. Pimen. 1967, Бюлл. МОИП, отд. биол, нов. сер., 72, 3 : 48. Transcaucasica, Adzharia orientalis, jugum Arsianum prope trajectum Goderdzi, inter pagum Danisparauli et pascuam Didadzhara. 19 VII 1965, A. Schroeter, M. G. Pimenov. Isotypus; typus LE.

9. *Angelica multicaulis* M. Pimen. 1972, Бюлл. МОИП, отд. биол., 5. Asia media, Tian-schan centralis, jugum Terskei-Alatau, in valle fluvii Sarydzhas inter ostia fl.

Kuilu et M. Taldysu, ad declivia conglomeratis, 21 VIII 1969, M. Pimenov, K. Borjaev, B. Trusov. Paratypus; typus LE.

10. *Schefflera delavayi* (Franch.) Harms var. *pubinervis* Grushv. et N. Skvorts. 1972, Нов. сист. высш. раст. 9 : 224. Сев. Вьетнам. Фрагмент тропического леса среди горной луговой саванны 6.5—7 км по дороге от Шапа на овощ. семхоз, 20 X 1963, И. Грушвицкий, В. Куваев. Isotypus; typus Hanoi.

11. *Schefflera vietnamensis* Gruschv. et Skvorts. 1966, Бот. ж., 51, 12 : 1709. Сев. Вьетнам. Заповедный тропический лес Ло-Сытун на горном склоне близ пос. Шапа. 1465 м, 20 X 1963, В. Куваев. Isotypus; typus Hanoi.

12. *Dracocephalum nutans* L. ssp. *subarcticum* Kuv. 1975, Бот. ж., 60, 4. Север Красноярского края, юг Путораны, правый борт долины р. Сенган в верхнем течении (басс. оз. Някшингда), разнотравные лужайки по склону, на месте снежника, 730 м, 27 VII 1969, В. Куваев. Paratypus; typus TK, isotypus LE.

13. *Castilleja tenella* Rebr. 1964, Нов. сист. высш. раст., 1 : 303. Якутия, Томпонский р-н, горы Восточного Верхоянья, окрестности сел. Тополиное, хвощево-вейниковый топольник на острове по р. Джугинджа в 1 км от ее впадения в р. Томпо, 16 VII 1954, В. Куваев, В. Самарин. Isotypus; typus LE.

14. *Artemisia graveolens* Minat. 1965, Укр. бот. ж., XXII, 3 : 32. Южная окраина г. Махачкала. Питомник полыней Н. Минатуллаева справа от трассы на г. Буйнакск (поворот в 0.4 км перед перекрестком), 25 VIII 1965, В. Куваев, М. Власов, В. Полякова, Н. Минатуллаев. Autotypus; typus LE.

15. *Artemisia kumykorum* Minat. 1965, Укр. бот. ж., XXII, 3 : 35. Южная окраина г. Махачкала, питомник полыней Н. Минатуллаева справа от трассы на г. Буйнакск (поворот в 0.4 км перед перекрестком), 25 VIII 1965, В. Куваев, М. Власов, В. Полякова, Н. Минатуллаев. Autotypus; typus LE.

16. *Crepis albescens* Kuv. et Dem. 1973, Нов. сист. высш. раст., 10 : 275. Полярный Урал, в 3 км к вост. от пос. Харбей, на склоне вост. экспозиции, 17 VII 1967, Л. С. Демидова, Isotypus; typus LE.

Для ведения учета гербарного фонда отечественной флоры все растения 30 томов «Флоры СССР» перепечатаны на специальные бланки следующей формы:

№№		Виды	Том, стр. Флоры СССР	Распространение	Листов в фондах		Фенофаза	Примечания
п/п	Далла Торре				осн.	дубл.		
9765	4273	*Polygala hybrida* DC.	XIV : 260	Eur. med. As. med.	19	1	ос	1 л. — Заруб. Азия

Заполненные по данным гербарных коллекций бланки составили 5 томов Каталога отечественной флоры Гербария ВИЛР. Благодаря Каталогу имеется возможность в любой момент установить наличие или отсутствие данного вида в фондах отечественной флоры и дублетном Гербарии ВИЛР. На остальные фонды также заведены картотеки.

Весь гербарий, кроме дублетного фонда, хранится в гербарных шкафах; дублеты хранятся в картонных коробках формата 47.5×38.5×32 см.

Для профилактической обработки коллекций в качестве репеллентов, как и в ряде других гербариев (Сергиевская, 1961), применяются камфара для колориметрических работ или нафталин, закладываемые в спичечные коробки (через каждые 3 месяца) непосредственно на каждую пачку гербария в шкафы и коробки.

В Гербарии имеются важнейшие руководства по флористике и систематике — Index Kevensis (t. t. I—II, Supplementa I—XIII), Dalla Torre et H. Harms, Genera siphonogamarum (1900—1907), Флора СССР (тт. I—XXX) и региональные флоры. К сожалению, библиотека ВИЛР не имеет многих нужных изданий по систематике, что затрудняет работу.

В системе ВИЛР, кроме охарактеризованного центрального гербария, существуют герабрии на зональных опытных станциях (ЗОС). Фонды этих гербариев включают в основном 2 категории видов: 1) виды, составляющие местную флору области, курируемой данной ЗОС; 2) виды лекарственных растений (с преобладанием культивируемых в соседних совхозах лекарственных растений). Работа в гербариях ЗОС ведется в тесном контакте с центральным Гербарием ВИЛР.

Работа в Гербарии осуществляется по следующим основным разделам.

1. Обработка и инсерирование флористических коллекций, поступающих в Институт.

2. Ежегодный отбор и хранение документального гербария растений, проходящих лабораторные испытания, образующих природные заросли, выявленные экспедициями Института, вводимых в культуру и культивируемых на полях Института и его зональных станций, в Ботаническом саду ВИЛР и т. д.

3. Сосредоточение максимального видового и формового разнообразия лекарственных и близких им видов растений в коллекциях для обеспечения их диагностики, микрохимических исследований, изучения морфологии, изменений при введении в куль-

туру и пр. Создание и поддержание самой полной в Советском Союзе коллекции лекарственных растений.

4. Обеспечение консультаций по вопросам флористики, систематики и географии растений, возникающим при химических, медико-биологических и иных испытаниях видов, вводимых в медицину.

5. Организация в контакте с фитохимиками и медико-биологами хемосистематических исследований. Передача дублетных материалов на химические и медико-биологические испытания.

6. Курирование развития и особенно комплектования гербариев зональной сети ВИЛР; консультирование зональной сети и подразделений В/О Лекраспром по флористико-систематическим вопросам, связанным с лекарственными растениями.

За последние годы Гербарий ВИЛР посещают многие отечественные и зарубежные ботаники, в том числе ведущие монографическую обработку отдельных таксонов. Всего с 1962 г. в Гербарии работало 683 специалиста из научно-исследовательских учреждений, и вузов Москвы, Ленинграда, Сахалина, Владивостока, Томска, Ашхабада, Тбилиси, Хабаровска, Ташкента и других городов, а также из ряда зарубежных стран — ГДР, ДРВ, Индии, КНДР, МНР, Польши, Чехословакии, Югославии.

Улучшение работы Гербария ВИЛР в дальнейшем зависит в некоторых отношениях от возможных мероприятий общесоюзного масштаба. Могут быть высказаны такие пожелания:

1) издать составленное на современном уровне руководство по гербарному делу с использованием опыта зарубежных гербариев (Fosberg, Sachet, 1965, и др.);

2) добиться возможности стереотипного печатания флористических источников, издаваемых в СССР, с тем, чтобы можно было укомплектовывать флористические издания через любые сроки после их первого опубликования;

3) организовать централизованный заказ на зарубежную ботаническую литературу;

4) сконструировать и наладить серийный выпуск портативных фумигационных установок, позволяющих обрабатывать пораженные гербарные листы немедленно по их обнаружении непосредственно в хранилище.

ЛИТЕРАТУРА

Васильченко И. Т. (1974). Гербарию Ботанического института АН СССР 150 лет. Бот. ж., 59, 4. — Лавренко Е. М., А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян, В. Н. Тихомиров, Б. А. Юрцев. (1973). Гербарии: значение для общества, современное состояние, перспективы. Изв. АН СССР, сер. биол, 1. — Липшиц С. Ю., И. Т. Васильченко. (1968). Центральный гербарий СССР. — Павлов В. Н. (1960). О справочной литературе и о роли гербариев в научной работе. Бот. ж., 45, 12. — Развитие систематики в СССР. (1972). Вестн. АН СССР, 6. — Сергиевская Л. П. (1961). Гербарий им. П. Н. Крылова при Томском государственном университете им. В. В. Куйбышева. — Скворцов А. К. (1973). Гербарий — основа систематической и географической ботаники. Природа, 9. — Скворцов А. К., Г. М. Проскурякова. (1973). Гербарий Главного ботанического сада Академии наук СССР, Бот. ж., 58, 1. — Cronquist A., I. P. M. Brenan, J. Mc Neill. (1968). The continuing role of herbarium in modern taxonomic research. Modern methods in plant taxonomy. — Fosberg F. R., M. H. Sachet. (1965). Manual for Tropical Herbaria. — Wilson E. O. (1971). The plight of taxonomy. Ecology, 52, 5.

Всесоюзный научно-исследовательский
институт лекарственных растений,
Московская обл.,
Московская ветеринарная академия.

Получено 25 XII 1974.

УДК 006.3 : 581.9+581.526.54+581.526.55

VI ВСЕСОЮЗНОЕ СОВЕЩАНИЕ ПО ВОПРОСАМ ИЗУЧЕНИЯ И ОСВОЕНИЯ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВЫСОКОГОРИЙ
(Ставрополь, сентябрь, 1974 г.)

L. I. IVANINA. THE VITH ALL-UNION CONFERENCE ON PROBLEMS OF EXPLOTATION AND UTILIZATION OF THE FLORA AND VEGETATION OF HIGH-MOUNTAIN AREAS (STAVROPOL, SEPTEMBER, 1974)

VI Всесоюзное совещание ботаников-высокогорников было проведено в начале сентября 1974 г. в Ставрополе с последующими ботанико-географическими экскурсиями в Теберду, Архыз и район Бечасына. Оно было созвано Всесоюзным ботаническим обществом, Научным советом по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» и Ставропольским научно-исследовательским институтом сельского хозяйства (СНИИСХ).

К открытию совещания был издан сборник тезисов 184 докладов, представленных оргкомитету.[1]

В работе совещания приняло участие более 200 ученых, представлявших 50 учреждений из 39 городов. Обсуждались вопросы геоботанического и флористического изучения различных высокогорных районов Средней Азии, Кавказа, Сибири, Дальнего Востока и Карпат, а также экологии, генетики и биохимии горных растений, вопросы интродукции, хозяйственного использования, защитного значения и охраны растительности высокогорий; значительная часть докладов была посвящена изучению растительного мира Северного Кавказа.

Совещание было открыто 3 сентября в СНИИСХ (с. Шпаковское). С приветственной речью к участникам совещания обратился зам. председателя Ставропольского крайисполкома **Г. Г. Старшиков.** Он выразил большое удовлетворение тем, что Академия наук СССР сочла целесообразным собрать совещание в Ставропольском крае, горные районы которого играют большую роль в развитии народного хозяйства, культуры и здравоохранения. Он подчеркнул решающее значение горной растительности края в регулировании водоносности рек, используемых для орошения и обводнения Ставрополья и в целом Северного Кавказа.

Заместитель директора СНИИСХ **Л. Н. Петрова** отметила плодотворную деятельность комиссии ВБО по изучению высокогорий. Она приветствовала ботаников-высокогорников, прибывших на совещание в Ставрополь, а особенно известных исследователей гор Советского Союза — И. А. Райкову. А. И. Толмачева, М. И. Котова, А. Г. Долуханова, П. А. Горчаковского, И. С. Сафарова и активных деятелей охраны природы — Б. П. Колесникова и А. М. Семенову-Тян-Шанскую. «У работников сельского хозяйства, — сказала Л. Н. Петрова, — особый интерес вызывают работы, связанные с практическим использованием полученных результатов в народном хозяйстве, однако при освоении высокогорий важно не нанести ущерба тем экологическим взаимоотношениям, которые сложились в течение многих веков».

Председатель комиссии по изучению высокогорий вице-президент ВБО **А. И. Толмачев** (Ленинград) сообщил об итогах деятельности комиссии и об основных задачах ботанического изучения высокогорий. Успешное проведение 6 всесоюзных совещаний ботаников-высокогорников и ботанических экскурсий, подчеркнул он, достаточно свидетельствует о том, что исследования в области изучения высокогорий в настоящее время прогрессируют, а в сравнении с тем, что было 25 лет назад, можно сказать процветают.

Толмачев отметил, что ученые стремятся преодолеть в исследованиях высокогорников возникающие иногда диспропорции между специализацией и интеграцией. Большое значение в этой связи имеет своевременная публикация материалов наших совещаний.[2]

В горных районах на карте Советского Союза еще много так называемых «белых пятен», которые ждут ботанических исследований. Важно и дальнейшее углубление изучения и улучшения кормовой базы, ее охраны от неумелого использования. Регулирование развития самих растений на границе между лесом и высокогорьем, изучение климатического влияния леса на условия предгорного пространства — чрезвычайно важные практические задачи, в решении которых роль ботаника весьма велика. Лес в высокогорных районах — прежде всего объект охраны, который может «отплатить» за правильное его содержание благоприятным влиянием на нелесные нижележащие пространства. Мы не идеализируем первобытную природу, поэтому охрана ее должна сочетаться с преобразованием на пользу человека. Толмачев обратился со словами благодарности к партийным и советским организациям Ставропольского края, к руководству СНИИСХ и Ставропольского отделения ВБО, которые очень много сделали для успешного проведения совещания.

После небольшого сообщения **Г. Ш. Нахуцришвили** (Тбилиси) о ходе подготовки симпозиума «Высокогорная растительность» XII Международного ботанического конгресса были заслушаны доклады по общим вопросам изучения и освоения растительного мира высокогорий Кавказа.

В докладе **А. И. Галушко** (Ставрополь) были охарактеризованы итоги флористического изучения высокогорий Большого Кавказа и выдвинуты конкретные задачи дальнейших исследований, направленных на создание картины флорогенеза высокогорий Кавказа, на уточнение флористического состава растительного покрова. К числу территорий, по которым в первую очередь надо провести инвентаризацию флор, докладчик отнес водораздельные области Большого Кавказа, Дагестан, высокогорья Чечено-Ингушетии, Северной Осетии, бассейн Большой Лабы, весь Скалистый хребет. Важнейшими задачами, стоящими перед кавказскими ботаниками, подчеркнул Галушко, являются издание определителей и организация работ по составлению «Флоры Северного Кавказа».

В обстоятельном докладе «О значении ботанического изучения высокогорий для познания и улучшения кормовой базы животноводства» **Р. М. Середин** (Краснодар)

---

[1] Тезисы докладов VI Всесоюзного совещания по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий. Ставрополь, 1974.

Напомним, что предыдущие совещания были проведены в Ленинграде (1958), Тбилиси (1961), Фрунзе (1965), Душанбе (1968), Баку (1971). Соответствующая информация опубликована в Ботаническом журнале — № 10 (1958), № 6 (1962), № 5 (1966), № 11 (1969), № 11 (1972).

[2] «Проблемы ботаники», 5 (1960), 7 (1965), 8 (1966), 9 (1967), 12 (1974).

остановился на значении работ по паспортизации горных сенокосов и пастбищ, проводившихся с 30-х до середины 50-х годов ботаниками, почвоведами, мелиораторами и землеустроителями. С 60-х годов проводятся новые работы по изучению растительности высокогорий, но в них, к сожалению, не всегда (например, по Дагестану и Кабардино-Балкарии) используются материалы предыдущих исследований. Середин перечислил работы, которые необходимо выполнить, в том числе получить данные о емкости и урожайности травостоя с учетом содержания в нем основных питательных органических веществ и микроэлементов.

Председатель Ставропольского отделения ВБО **В. В. Скрипчинский** выступил с докладом о значении растительности высокогорий для народного хозяйства Ставропольского края и о задачах ее охраны и рационального использования. Он отметил, что именно многие горные растения дают лекарственное, пищевое и техническое сырье для промышленности. Ряд видов высокогорий Северного Кавказа представляет интерес для интродукции в другие районы страны в качестве кормовых или декоративных культур. Эти ресурсы нередко используются нерационально, а в некоторых районах и совсем уничтожаются. На большинстве лесных территорий проводятся неоправданно большие рубки. Местными научными и проектными организациями разработаны серьезные мероприятия по охране природы. Однако еще очень много нужно сделать, в частности расширить территорию Тебердинского заповедника.

Одно из заседаний было посвящено вопросам экологии, генетики и биохимии. В докладе **Е. И. Незваль** (Москва) сообщалось о результатах наблюдений по ультрафиолетовой радиации в горах Крыма, Кавказа и Средней Азии, демонстрировалась серия кривых спектрального распределения УФ радиации для различных высот над уровнем моря.

Доклад **Г. Ш. Нахуцришвили** (Тбилиси) был посвящен результатам эколого-физиологических исследований высокогорных растений в зимнее время в субальпийском поясе Большого Кавказа (район с. Казбеги). По характеру перезимовывания среди исследуемых растений выделены две основные группы: перманентно-зимнезеленых растений и растений, распускающих листву лишь при наступлении оттепели зимой. К суровым зимним условиям различные жизненные формы растений приспосабливаются по-разному. Например, зимующие под снегом отличаются лабильным типом водного режима. Даже при отрицательных температурах, но при высокой солнечной радиации высокогорные растения все еще способны испарять воду.

О феноритмах растений субнивального пояса того же района сообщил **З. Г. Гамцелидзе** (Тбилиси). Он представил подробное распределение растений по двум основным группам вегетации.

К. П. Рахманина и **Н. Ахмедов** (Душанбе) доложили о результатах изучения водного режима растений на высокогорной биофизической станции. Для видов, произрастающих на южном склоне Гиссарского хребта (2500 м над ур. м.), характерно высокое содержание воды в листьях и высокие значения реального водного дефицита.

Об исследованиях пластидных пигментов и фосфорного обмена у ячменя в связи с поясностью, проводимых в Армении на различных высотах (3200, 2000 и 1000 м), рассказал **С. В. Тищенко** (Москва). Он подчеркнул, что у ячменя в условиях фосфорного дефицита с высотой увеличивается содержание хлорофиллов «а» и «б» и особенно каратиноидов.

О результатах исследований влияния удобрений на биохимические показатели пастбищных злаков в горах Киргизии сообщалось в докладе **А. С. Лайвант, Т. А. Проскурниковой, Ю. В. Кирсановой** и **А. А. Ясыновой** (Фрунзе). Минеральные удобрения значительно повышают количество азотистых веществ и углеводов в растениях. Изменение же фракционного состава углеводов связано с биологическими особенностями растений.

В докладе **В. Г. Николаевского, Л. Д. Николаевской** и **С. А. Чеботаревой** (Орджоникидзе) основное внимание было уделено изучению количественно-анатомических параметров листьев ряда растений, произрастающих в разных поясах Северной Осетии.

В серии докладов освещались вопросы экологии лесных пород у верхнего предела их распространения. **Н. Г. Васильев** и **Л. А. Ивлиев** (Владивосток) представили материал о биоморфологических особенностях лиственницы в горных районах севера Дальнего Востока, они пришли к выводу, что лиственница по ряду экологических и морфологических свойств в высокогорных районах северо-востока Азии близка к кедровому стланику.

В докладе **П. А. Ган** и **Г. Н. Десятниковой** (Фрунзе) сообщалось об исследованиях водного режима ели Шренка на северном склоне хребта Терскей Ала-Тоо. Высокое осмотическое давление клеточного сока и очень низкая транспирация в период недостатка почвенной влаги позволяют относить эту ель к засуховыносливым породам.

В разделе геоботанического изучения высокогорий в докладе **И. Х. Блюменталя** (Ленинград) подробно излагался вопрос о систематическом разнообразии (и систематической классификации) фитоценозов высокогорий. **Н. Ф. Храмцова** (Теберда) сообщила о работах по изучению состава, строения и биологической продуктивности лугов, расположенных на разных высотах в Тебердинском заповеднике. **Р. Н. Ионов** (Фрунзе) доложил о результатах многостороннего геоботанического изучения степных и луговых сообществ северного макросклона Киргизского хребта. О характере растительности и закономерностях в ее распределении по основным высотам Буреинского хребта информировали **М. А. Щербова, Н. С. Шеметова, Г. Н. Красулев** (Владивосток).

Доклад **Л. М. Горчарук, И. М. Дрелевской** и **Л. Г. Горчарук** (Майкоп) был посвящен влиянию рельефа на горно-луговые почвы и растительность на основе наблюдений

в горах от субнивального пояса в районе бассейна р. Мзымты (северо-западная часть Главного Кавказского хребта). Экологическая оценка высокогорных лугов Кубано-Лабинского междуречья была дана Д. С. **Дзыбовым** (Ставрополь).

Вопросы изучения древесной растительности у верхнего предела их распространения были освещены в докладах **И. С. Сафарова** (Баку) — о динамике климатической границы лесной растительности в высокогорьях Закавказья, **В. И. Комендара** (Ужгород) — об экспериментальной закладке леса в Карпатах выше современной верхней границы леса и **Г. Т. Беленко** (Майкоп) — на тему «Пихтарники северных склонов на северо-западном Кавказе, их водорегулирующая роль и принципы хозяйственного использования». В последнем докладе обращалось внимание на то, что в связи с проводимыми рубками в пихтарниках нередко повреждается поверхность почвы, и при большом выпадении осадков это может привести к интенсивной эрозии почвы. Необходимые рубки здесь проводить надо осторожно, с применением добровольно-выборочных рубок и воздушной трелевки леса.

Сафаров обратил внимание на необходимость более правильного выделения заповедных территорий в горах. Для создания природной экологической обстановки в лесах и ее изучения следует объявлять заповедными территории по всему горному профилю — от подножия до вершины. Это предложение поддержал Б. С. Родионов (Алма-Ата) и сказал, что желательно более подробно изучать лесной пояс на основе выделения подпоясов и полос. Такая детальная классификация растительности в горах могла бы служить для составления эколого-типологических схем и проведения народно-хозяйственных мероприятий.

Широкое освещение в докладах получил вопрос о сложности формирования и развития высокогорных флор Сибири, Кавказа, Средней Азии и Карпат. О генезисе флор высокогорий Западного Саяна доложил **И. М. Красноборов** (Новосибирск). Он провел всесторонний анализ флоры и сделал заключение, что она сформировалась под влиянием миграционных процессов, идущих как с запада и юго-запада (в конце плейстоцена и голоцена), так и с востока и северо-востока. В докладе **С. Д. Шлотгауэр** (Хабаровск) была охарактеризована флора юго-западного Джугджура (Восточная Сибирь). Анализ высокогорной флоры хребта Восточный Танну-Ола был сделан **В. М. Ханминчуном** (Новосибирск).

Впервые на высокогорных совещаниях обсуждались результаты ботанических исследований, проводимые в горах субарктической Сибири. **Л. И. Малышев** (Иркутск) сообщил о ведущемся несколько лет изучении флоры и растительности нагорья Путораны — пространства к востоку от Енисея и к северу от Нижней Тунгуски. Намечены основные черты распространения видов флоры, отличающейся бедностью и малой пространственной дифференцированностью систематического состава. Особенности его отражают молодость высокогорного флористического комплекса, формировавшегося под влиянием недавнего поднятия горной страны. Проведено флористическое и геоботаническое районирование изученного обширного пространства. В сообщении **В. Б. Куваева** (Москва) были проанализированы закономерности высотного распределения лишайников на примере гор Путораны.

Из докладов, касающихся высокогорной флоры Кавказа, отметим следующие. **Р. И. Гагнидзе** (Тбилиси) выступил с сообщением «Основные черты истории формирования и развития флороценотического комплекса субальпийского высокотравья на Кавказе», аргументировав положение об автохтонном развитии и древнем (миоценовом) возрасте флоры. **Л. С. Хинтибидзе** (Тбилиси) дала характеристику флоре субнивального пояса Южно-Грузинского нагорья; на основе ареалогического анализа осветила вопрос о флороценотических связях растений субнивального пояса в системе хребтов Южно-Грузинского нагорья.

В докладе **Н. И. Рубцова** (Ялта) был рассмотрен вопрос о темпах видообразования на основе анализа высокогорной флоры Средней Азии и геологической истории основных горных сооружений. Многие эндемичные виды и даже некоторые роды этой флоры, по-видимому, сформировались за сравнительно небольшой отрезок времени; темпы эволюции растений убыстряются под влиянием интенсивного орогенеза.

В докладе **В. Н. Кононова** (Кишинев) был рассмотрен один из дискуссионных вопросов флорогенеза Кавказа — о взаимоотношениях горно-кавказских и арктических флор. Докладчик пришел к заключению, что горно-кавказская флора не могла получить часть своих бореальных и арктических видов с севера; в качестве основного доказательства им выдвинут тот факт, что на Ставропольской возвышенности (через которую должны были пройти северные виды) они не встречаются. Докладчик предполагает, что арктические и бореальные виды являются южными, а не северными ее иммигрантами.

Вопрос о флористических связях гор Кавказа, Крыма, Карпат, Урала, Донецкого кряжа и Среднерусской возвышенности на примере разностороннего анализа некоторых редких и эндемичных близкородственных растений этих гор был освещен в докладе **М. И. Котова** (Киев). Ботанико-географические связи Карпат и Альп рассматривались в докладе **В. И. Чопика** (Киев).

Доклад **Т. В. Шулькиной** (Ленинград) был посвящен эволюции жизненных форм в роде *Campanula*. Морфологическое изучение жизненных форм колокольчиков позволило выявить более древние черты рода и составить модель предковой формы, на основе которой можно проследить основные направления их эволюции.

Результаты кариологического изучения ряда таксонов горных флор нашли отражение в докладах **О. И. Захарьевой** (Ленинград) «Кариологическое изучение горных кавказских и среднеазиатских видов рода *Scilla*» и **Т. С. Ростовцевой** (Новосибирск) —

«Числа хромосом у видов из семейств зонтичных и сложноцветных из высокогорий Алтая, Хакассии и Тувы».

Проблеме освоения природного растительного покрова высокогорий участники совещания уделяли много внимания как во время пленарных заседаний, так и в экскурсионных поездках.

Весьма важный вопрос о прогнозировании урожая высокогорных пастбищ был затронут в докладе **Н. Г. Калеткиной** (Душанбе). При изучении продуктивности пастбищ на заповедных участках Анзобского перевала она выявила закономерности, позволяющие составить уравнение зависимости урожая от ряда факторов среды. **М. Г. Шихэмиров** (Баку) сообщил о составе и хозяйственной ценности овсяницевых лугов, распространенных в верхней части бассейна р. Самура (на востоке Большого Кавказа).

Об итогах многолетней работы по использованию в селекции дикорастущих рас и популяций клеверов, произрастающих в Армении, сообщила **В. П. Балян** (Ереван). Ею демонстрировались новые сорта, популяции и гибриды клеверов, обладающие хорошими кормовыми качествами, отличающиеся долголетностью, зимостойкостью и урожайностью. О ряде опытов по внесению различных минеральных удобрений и посеву трав с целью повышения урожайности малопродуктивных лугов и пастбищ, проводимых отделом горного луговодства Карачаево-черкесской опытной станции, рассказал **Б. Ю. Хакунов** (Черкесск). **В. М. Шихотов** (Фрунзе) сообщил о методах борьбы с колючими кустарниками, распространенными на горных пастбищах Киргизии.

Несколько докладов было посвящено ресурсоведческим исследованиям растений, имеющих важное лекарственное значение. В докладе **Д. А. Муравьевой** (Пятигорск) сообщалось о работах по выявлению зарослей дикорастущих лекарственных растений в Абхазской АССР, весьма интенсивно проводимых сотрудниками Пятигорского фармакологического института. Сообщение на тему «Растения Горного Алтая как источник получения биологически активных веществ» представили **В. Е. Киселев**, **Г. Р. Азовцев**, **Т. Г. Демина** и **Н. П. Савоськин** (Новосибирск). В результате биохимического изучения растений Алтая выявлены перспективные для освоения виды и формы растений, содержащих соединения фенольной природы.

А. И. Хримлян (Ереван) охарактеризовал химические расы дикорастущих видов мяты Северного Кавказа.

В докладе **Н. В. Трулевич** (Москва) сообщалось о положительных результатах опытов по интродукции высокогорных растений Внутреннего Тянь-Шаня в Главном ботаническом саду АН СССР; при этом были подведены итоги сравнительного изучения онтогенетического развития ряда высокогорных растений в природе и в питомниках.

В заключительной части совещания обсуждались очередные задачи, стоящие перед исследователями растительного мира высокогорий. **А. Г. Долуханов** (Тбилиси) призывал кавказских ботаников-высокогорников объединенными усилиями разработать и обобщить материалы по экологическому изучению растений в целях создания «Конспекта экологических флор Кавказа».

М. И. Котов и **А. И. Галушко** подчеркнули важность составления и издания флор и определителей для ряда территорий, особенно для Северного Кавказа.

Многие докладчики указывали на необходимость принятия более действенных мер по охране растительности ряда высокогорных территорий (в особенности содержащие редкие и исчезающие растения), на неотложную необходимость расширения заповедников.

Дальневосточные ботаники отметили необходимость заняться изучением высокогорных территорий, которые в ближайшее время войдут в сферу промышленного освоения.

И. А. Райкова (Ташкент) обратила внимание на усиление пропаганды о восстановлении лесных богатств и увеличении числа заповедников. **Б. Н. Головкин** (Кировск) выступил с предложением о расширении работы по интродукции растений. На совещании отмечалось, что чрезмерная перегрузка пастбищ (например в горах Киргизской ССР) ведет к нарушению травяного покрова, иссушает склоны и вызывает грозные селевые потоки.

Участники Совещания ознакомились с Краеведческим музеем в Ставрополе и с Ботаническим садом СНИИСХа, основанным в 1960 г. и занимающим площадь 115 га. Директор сада Вл. Скрипчинский, а также В. Г. Танфильев, В. В. Скрипчинский, М. А. Кольцова, А. К. Чикалина, Д. С. Дзыбов и М. М. Джуккаев показали экскурсантам дендрарий, искусственно выращиваемые участки березовых, буковых, пихтово-еловых и сосновых лесов, участки воссозданных степей и различных типов растительных ассоциаций, а также коллекции местных образцов кормовых и луговых трав и интродуцированных северо-американских злаков. Участники совещания отметили большую работу сотрудников Сада и ценную работу ставропольских ботаников в деле озеленения города.

Следуя сложившейся традиции, участники Ставропольского совещания продолжили работу во время ботанико-географической экскурсии, выехав 6 сентября на автобусах в 4-дневную поездку по направлению к Главному Кавказскому хребту. Экскурсией руководили В. В. Скрипчинский, В. Г. Танфильев, Д. С. Дзыбов.

От Ставрополя экскурсанты проехали по склонам Ставропольской возвышенности, на которых раскинулись отдельные массивы широколиственных лесов, а вдали виднелись темные склоны горы Стрижамент, покрытые чистыми буковыми лесами. Затем дорога протянулась среди почти сплошь распаханных земель; после переезда

через Невинномысский канал путь проходил по долине р. Кубани через Черкесск и Карачаевск. Леса здесь встречались лишь в глубоких балках, на склонах гор преобладали луговые степи, используемые как пастбища. Выше аула Нижняя Теберда автобусы проехали по ущелью р. Теберды до г. Теберда. Большая часть склонов была облесена маловозрастными насаждениями и только около города сохранились высокоствольные сосновые, пихтово-еловые и широколиственные леса. В Теберде экскурсанты посетили усадьбу управления Тебердинского заповедника, ознакомились с музеем, осмотрели животных, содержащихся большей частью в обширных природных вольерах. Затем они проехали на плантацию жень-шеня, расположенную в буковом лесу, где **А. А. Малышев** (Теберда) рассказал о климатических условиях опытных участков, о развитии и биологической активности корней тебердинского жень-шеня. Утром 7 сентября машины с экскурсантами проследовали по правому берегу р. Теберды, по ущельям р. Гончахар и р. Северный Клухор до Северного приюта, мимо прекрасных заповедных сосновых и елово-пихтовых лесов с полянами.

От Северного приюта группа экскурсантов дошла до Клухорского озера, знакомясь с границей елово-пихтового леса и криволесья, с зарослями рододендронов, высокотравьем, субальпийскими и альпийскими лугами. Маршрут от Невинномысска (300 м над ур. м.) до Клухорского озера (2660 м) позволил проследить смену поясов растительности — от сухих полынно-злаковых степей до альпийских лугов.

На обратном пути от Северного приюта экскурсия проехала к пос. Домбай. С так называемой Домбайской поляны (бо́льшая часть ее уже занята поселком) открылся прекрасный вид на окружающие ее вершины гор с ледниками Домбай-Ульген, Суфруджу, Белала-Кая. По левому берегу р. Алибек ученые прошли на осмотр старого пихтового влажного и темного леса (возраст деревьев 200—300 лет). Затем они вернулись в г. Теберду, откуда утром 8 сентября направились в Архыз (по маршруту Карачаевск, Кародоникская, Зеленчукская и Верхняя Ермоловка). По пути в Архыз сделали заезд на гору Пастухова (2000 м), где ознакомились с работами СНИИСХ по восстановлению растительного покрова и посетили астрофизическую обсерваторию АН СССР на горе Семиродники — стационар, обладающий уникальным объективом в высокогорном районе.

По приезде в Архыз экскурсанты побывали в долине р. Большой Зеленчук, в заповедном горнодолинном сосновом лесу.

Завершающим этапом маршрута был путь от Архыза на Карачаевск по долине р. Мары через перевал Кум-Баши в Пятигорск.

Отчет о совещании был заслушан в начале декабря 1974 г. на Президиуме ВБО, одобрившем проведенную работу и наметившем дальнейшие планы деятельности комиссии по изучению высокогорий (см. Постановление Президиума ВБО).

Л. И. Иванина.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

Получено 17 III 1975.

ПОСТАНОВЛЕНИЕ ПРЕЗИДИУМА ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

От 3 декабря 1974 г.

1. Сообщение о ходе и итогах VI Всесоюзного совещания по вопросам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий, проведенного в Ставрополе с 3 по 5 сентября с. г. и сопровождавшегося экскурсией участников совещания в высокогорные районы Ставропольского края с 6 по 9 сентября, принять к сведению.

2. Отметить успешную работу комиссии ВБО по изучению высокогорий, Ставропольского отделения ВБО и оргкомитета совещания по подготовке и проведению VI Всесоюзного совещания по изучению высокогорий. Совещанию было представлено 184 доклада, из которых 59 было заслушано на пленарных заседаниях.

3. Отметить как существенный успех организаторов совещания — издание в Ставрополе к моменту его открытия Сборника тезисов докладов.

4. Констатировать, что в заслушанных на совещании докладах получили широкое отражение вопросы, имеющие непосредственное значение для развития природной кормовой базы животноводства, для охраны природы, в частности в связи с вопросами регулирования стока горных рек, а также общие вопросы изучения флоры и растительности высокогорий СССР, жизни растений в условиях высокогорий и конкретные вопросы использования растительных ресурсов в народном хозяйстве.

5. Одобрить предложения VI Совещания об издании в Ставрополе, опираясь на поддержку руководящих краевых организаций и Ставропольского научно-исследовательского института сельского хозяйства, Сборника трудов совещания в части, непосредственно затрагивающей проблемы сельского хозяйства, лесного и водного хозяйства и использования природных растительных ресурсов.

Оказать по линии ВБО возможную помощь опубликованию трудов VI Всесоюзного совещания в части, освещающей общие вопросы изучения флоры и растительности и результаты исследований в области экспериментальной ботаники. Просить редакцию «Ботанического журнала» уделить максимальное внимание публикациям VI Всесоюзного совещания, которые будут представлены на рассмотрение редакции.

6. Считать правильным предложение участников совещания активизировать работу по составлению сводок и определителей по Северному Кавказу или отдельным его частям. Желательно, чтобы соответствующие мероприятия были запланированы на ближайшее время северо-кавказскими учреждениями системы Академии наук СССР, Министерством высшего и среднего специального образования РСФСР и Министерством сельского хозяйства РСФСР.

7. Выразить благодарность Исполнительному комитету Ставропольского краевого совета депутатов трудящихся и Ставропольскому научно-исследовательскому институту сельского хозяйства за большую помощь по организации и проведению VI Всесоюзного совещания, в значительной степени обеспечившую его успех.

8. Выразить благодарность председателю Ставропольского отделения ВБО В. В. Скрипчинскому, секретарю комиссии ВБО по изучению высокогорий Л. И. Иваниной, директору Ставропольского научно-исследовательского института сельского хозяйства А. А. Никонову и заместителю директора того же института Л. П. Петровой за их энергичное участие в обеспечении успеха VI Всесоюзного совещания, а также В. Г. Танфильеву и Д. С. Дзыбову за руководство экскурсией участников совещания.

9. Отметить, что успешное проведение VI Всесоюзного совещания, как и всего ряда предшествовавших совещаний по изучению растительного мира высокогорий, свидетельствует о целесообразности формы этих совещаний и ориентирует на проведение их и в будущем с определенной периодичностью, сложившейся в практике осуществленных мероприятий.

УДК 006.3 : 581.526.53+581.526.55

СИМПОЗИУМ ПО СТРУКТУРЕ И ПРОДУКТИВНОСТИ ПУСТЫННОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ, ЕЕ РАЦИОНАЛЬНОМУ ИСПОЛЬЗОВАНИЮ И УЛУЧШЕНИЮ

(Алма-Ата, 14—18 октября 1974 г.)

I. G. KIRICHENKO. SYMPOSIUM ON STRUCTURE AND PRODUCTIVITY OF DESERT VEGETATION, ITS RATIONAL USAGE AND IMPROVEMENT. (ALMA-ATA, OCTOBER 14—18. 1974)

Симпозиум, посвященный пустынной растительности, был организован Институтом ботаники АН КазССР совместно с Институтом лугопастбищного хозяйства, Институтом «Казгипрозем» МСХ КазССР и др.

В работе симпозиума приняло участие около 140 ученых Ленинграда, Москвы, Алма-Аты, Ашхабада, Ташкента, Самарканда, Фрунзе, Уральска, Волгограда и других городов (АН СССР, АН КазССР, АН КиргССР, АН ТуркмССР, АН УзССР, АН АзССР, Московский университет, Всесоюзный н.-и. институт кормов ВАСХНИЛ, Туркменский университет, Институт «Казгипрозем» МСХ КазССР, Казахский н.-и. гидрометерологический институт, Казахский университет, Казахский педагогический институт, Уральский педагогический институт, Челкарская опытная станция ВИР, Киргизский университет, Всесоюзный н.-и. институт каракулеводства и др.

На симпозиуме было сделано 70 докладов и сообщений. Доклады заслушивались на пленарных и секционных заседаниях (тезисы были предварительно опубликованы). Сообщения распределились по трем проблемам: 1) структура и продуктивность пустынной растительности; 2) районирование и картографирование в пустынной зоне, вопросы организации территории; 3) рациональное использование и улучшение пустынных пастбищ.

На пленарных заседаниях было заслушано пять докладов. **Б. А. Быков** в докладе «Структура пустынной растительности и важность ее изучения» большое внимание уделил основным подсистемам биоценозов — консорциям и ценопопуляциям. Исследование консорций важно для истории формирования пустынных биоценозов и для практических целей, в частности для прогнозирования динамики некоторых консортов (например, вредителей растений, грибов и пр.). Исследования численности автотрофных ценопопуляций важны потому, что численность является очень чувствительным показателем их состояния и устойчивости в сообществах. Докладчик проанализировал состав экобиоморф пустынной флоры Туранской низменности, обратив внимание на обилие в ней монокарпических трав (43% флоры) и разного рода кустарников (особенно полукустарничков), на ксерофильность многих видов (59%) и вместе с тем на их галофильность (30%) или псаммофильность (31%). Отмечен очень большой эндемизм туранской флоры. Докладчик остановился также на парцеллярной структуре фитоценозов и биогеоценозов пустынь и на их комплексности. В дальней-

ших исследованиях растительного покрова пустынь Быков выдвигает на первый план: а) изучение смен, особенно антропогенных и связанных с ними изменений в биоценозах, исследование характера биологического круговорота веществ; б) изучение разного рода флуктуаций (состава ценопопуляций, динамики продуктивности и возобновления); в) исследование естественной регуляции состава и продуктивности пустынных биоценозов, прогнозирование смен; г) развитие экспериментальных исследований по изменению состава и продуктивности пастбищ и сенокосов пустынь.

Доклад **Н. Т. Нечаевой** «Особенности продуктивности растительного покрова пустынь в связи с составом жизненных форм» посвящен продуктивности пустынных пастбищ в зависимости от их видового состава. Важным резервом увеличения продуктивности является регулирование состава жизненных форм. Особенно важно увеличивать на пастбищах количество кустарников и полукустарников, так как они отличаются бо́льшей продуктивностью. В кустарниковых сообществах общая фитомасса значительно выше (до 270 ц/га), чем в полукустарниковых (до 124) и травяных (до 54 ц/га). Под влиянием длительного хозяйственного использования коренная растительность существенно изменяется, особенно из-за выпадения ряда жизненных форм и в первую очередь кустарников. Это существенно снижает продуктивность угодий. Восстановление состава и продуктивности растительности происходит лишь при продолжительной охране ее — до 12 лет. Подсев кустарников и полукустарников значительно ускоряет восстановление растительного покрова и повышает продуктивность, количество кормовых единиц увеличивается в 3 раза.

В большом обзорном докладе **Л. Е. Родин** проанализировал итоги исследований советских ботаников, выполненных по Международной биологической программе (МБП). Доклад сопровождался показом фактического материала, объединенного в итоговые таблицы; Родин сообщил о порядке и ходе публикации этих материалов в СССР и за рубежом. С докладом о ботанико-географическом районировании пустынной части Монголии выступила **Е. И. Рачковская**. Иллюстрациями служили прекрасно выполненные цветные диапозитивы.

А. Я. Кизовский в докладе «Землеустройство Казахстана в девятой пятилетке» указал, что разрабатываемые Институтом «Казгипрозем» проекты сельскохозяйственного землеустройства решают сложные вопросы по использованию земель и носят комплексный характер. За годы девятой пятилетки в Казахстане проведены большие работы по созданию новых и улучшению существовавших высокопродуктивных кормовых угодий (культурных, огороженных, орошаемых и богарных пастбищ). Разработано более 40 инструкций и методических указаний.

На секционных заседаниях по проблеме «Структура и продуктивность пустынной растительности» было заслушено 36 докладов, из них 16 были посвящены изучению растительного покрова песчаной пустыни. Подведены итоги изучения структуры и продуктивности основных растительных сообществ и биологического круговорота веществ в юго-западных Кызылкумах (**А. Д. Ли, В. М. Падунина**), в Туркменских Каракумах (**С. Д. Каршенас, С. Вейисов, П. Д. Гунин** и др.), в Приаральских Малых Барсуках (**П. М. Анапиев, С. У. Тугельбаев**), в Казахстанских Таукумах (**Османова Л. Т., Болатбаев Т. Б., Л. Я. Курочкина, Г. Б. Макулбекова, Н. П. Лошкарева**) и в песках Северного Прикаспия (**А. Ю. Богданов**).

По структуре и продуктивности глинистой пустыни было заслушано 10 докладов, в которых приводились результаты изучения растительного покрова Северного Приаралья (**Н. Г. Кириченко, Л. В. Шабанова**), адыров Узбекистана (**Р. С. Верник**), Северо-Западной Туркмении (**И. Г. Рустамов**), пустынного Памира (**Н. П. Литвинова, Н. Н. Измайлова, Л. И. Носова**), Северного Прикаспия (**М. М. Фартушина**), Ширвани (**Р. К. Меликов, С. М. Алиева**), Турана, северной Африки и Монголии (**Ю. М. Мирошниченко**). 8 сообщений было посвящено растительности долин пустынных рек Сырдарьи (**Н. Ф. Можайцева**), Чу (**О. М. Демина, Л. В. Лебедь, С. А. Бедарев** и др.), Амударьи (**А. И. Гладышев**).

Во всех сообщениях приводились результаты преимущественно стационарных исследований состава и продуктивности фитоценозов, биологического круговорота веществ и энергии. Эти работы проведены в рамках МБП. Большое внимание уделялось биологической и экологической оценке пустынных видов растений.

Во втором разделе работы симпозиума «Районирование и картографирование в пустынной зоне, вопросы организации территорий» было представлено 15 докладов. Половина сообщений посвящена картографированию в различных районах Казахстана (**Е. И. Баканач, В. И. Терехов, Г. Б. Макулбекова, М. М. Чултуров** и др.), Туркмении (**Н. Г. Харин**), Киргизии (**А. Г. Головкова**). В докладах отмечалось совершенствование методов картографирования кормовых угодий. Применялись новые виды аэросъемки — многоспектральная, инфракрасная и радиолокационная.

Ряд докладчиков указал на важную роль внутрихозяйственного землеустройства и организации пустынной территории Казахстана (**И. В. Архипов, Ф. С. Козлов, Б. Г. Ковалев** и др.). Совершенствованию землеустройства способствовало внедрение более 40 инструктивных и методических положений. В сообщениях уделено также внимание районированию Прикаспийской, Среднеазиатской (**Н. В. Савченко**) и Кзыл-Ординской (**Б. Г. Касаткин**) природных областей.

По третьему разделу сообщений «Рациональное использование и улучшение пустынных пастбищ» было представлено 23 доклада, из них 14 сообщений было посвящено улучшению пустынных пастбищ, структуре и продуктивности искусственных фитоценозов Узбекистана (**С. Г. Головченко, З. Ш. Шамсутдинов, И. О. Ибрагимов** и др.), Казахстана (**Б. А. Быков, А. П. Савинкин, И. И. Алимаев** и др.), Туркменистана

(**С. Я. Приходько, Г. Муханов**). Другие докладчики рассматривали вопросы рационального использования пастбищ (**А. Д. Ли, К. М. Молдабекова, Т. Б. Болатбаев** и др.) и влияния выпаса на растительность пастбищ (**К. Г. Антонов, Ю. М. Мирошниченко, И. П. Шван-Гурийский** и др.). Заслуживают внимания исследования по созданию искусственных высокопродуктивных кормовых угодий, по подбору ценных кормовых растений (изень, терескен, житняк, кейреук, черный саксаул, чогон и др.).

Участники Симпозиума посетили Таукумский стационар Института ботаники АН КазССР.

Подводя итоги работы симпозиума, его участники отметили, что наряду со значительными достижениями в исследованиях пустынной растительности остались мало изученными многие важные в хозяйственном отношении растительные формации (саксаульники, ряд галофитных формаций); мало известны нам биология и экология ряда важнейших кормовых растений; недостаточное внимание уделяется динамике и антропогенным сменам растительности; требует дальнейшего уточнения методика определения запасов и прироста подземной фитомассы.

Заключительное заседание было посвящено принятию резолюции. Симпозиум постановил:

1. Одобрить основные направления научно-исследовательских работ по проблемам пустынной растительности, проводимых институтами ботаники республиканских академий наук, институтами республиканских министерств сельского хозяйства и вузами в среднеазиатских союзных республиках и в Казахстане.

2. В связи с важнейшей задачей укрепления кормовой базы животноводства рекомендовать научным учреждениям продолжить уточнение кормовой емкости и изучение разного типа антропогенных смен растительности на пастбищах пустынной зоны.

3. Расширить исследования по улучшению естественных смен, по динамике ценопопуляций, ритмике и экологии кормовых растений, фотосинтезу.

4. Просить Управление ГСМ СССР уточнить методику изучения гидрометеорологического режима пустынных почв с доведением изучения режима до глубины 2 м.

5. Просить Институт пустынь АН ТуркмССР рассмотреть вопрос об издании библиографических указателей литературы по пустынным биогеоценозам.

И. Г. Кириченко.

Институт ботаники
Академии наук Казахской ССР,
Алма-Ата.

Получено 18 I 1975.

УДК 006.22 : 58 (477)

УКРАИНСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО (УБО, ФИЛИАЛ ВБО) В 1974 г.

V. S. TKACHENKO. THE UKRAINIAN BOTANICAL SOCIETY (FILIAL OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY) IN 1974

Научная деятельность УБО в 1974 г., как и в предыдущие годы, сосредоточивалась на обсуждении научных докладов на общих собраниях УБО, заседаниях секций, областных отделений и групп. В соответствии с опубликованными полугодовыми планами в центральной организации УБО г. Киева (464 члена УБО) проводились общие собрания и заседания 7 секций. Всего состоялось 5 общих собраний, на которых было заслушано 7 докладов. Большее число из них было посвящено ботаническим впечатлениям от зарубежных путешествий и отчетам о работе международных совещаний (сообщения сделали Л. М. Сипайлова, В. С. Ткаченко, В. И. Билай, В. П. Банникова). Остальные доклады касались вопросов интродукции лекарственных растений (Д. А. Пакали, Б. С. Кондратенко) и истории отдельных отраслей ботанической науки (И. П. Белоконь).

Секция флоры и растительности (председатель М. И. Котов, секретарь Л. П. Крицкая) на 6 заседаниях заслушали 14 научных докладов, касавшихся главным образом результатов флористических и геоботанических (Л. С. Скворцова, Л. Я. Партыка, А. Ф. Бачурина, А. Н. Краснова, В. М. Любченко), а также палеоботанических (Н. А. Щекина) исследований. Другие сообщения имели информационный характер о различных совещаниях и экскурсиях (М. И. Котов, О. Н. Дубовик, В. И. Чопик, Г. А. Пашкевич, Т. Л. Андриенко и др.).

На 8 заседаниях секции альгологии (председатель Д. А. Радзимовский, секретарь В. В. Юрченко) было заслушано 14 докладов, бóльшая часть которых посвящалась изучению экологии, систематики и географии водорослей (Г. М. Паламар-Мордвинцева, З. И. Асаул, Н. А. Мошкова, В. И. Пугач, С. А. Блейх), а также биохимическим особенностям отдельных систематических групп (М. И. Радченко,

Асаул, Блейх). В некоторых докладах освещались вопросы истории альгологических исследований в УССР (Радзимовский) и практического значения высших водных растений (Юрченко, Л. Е. Костикова, О. А. Кузько).

На 9 заседаниях секции микологии и фитопатологии (председатель И. А. Дудка, секретарь С. П. Вассер) заслушано 22 научных доклада, охвативших весьма разнообразные аспекты микологических исследований от флористических особенностей микрофлоры отдельных регионов республики, водных гифомицетов и физиолого-биохимических особенностей грибов при разведении их в культуре до вопросов борьбы с грибковыми заболеваниями растений.

Секция цитологии, эмбриологии и анатомии растений (председатель В. И. Малюк, секретарь О. В. Овсянникова) на 5 заседаниях заслушала 6 докладов. Обсуждались вопросы органогенеза у растений (Я. А. Дудинский, И. И. Гудков, А. Ф. Попова), изучались особенности и локализация ферментов в растительных клетках (Т. Н. Олейникова, Н. В. Ситнянская) и разрабатывались принципы авторадиографического анализа кинетики клеточных популяций (Н. В. Викторова).

Секция дендрологии и акклиматизации растений (председатель А. Л. Лыпа, секретарь Г. А. Гончаренко) провела 4 заседания, на которых были заслушаны 6 докладов, касающихся особенностей лесов и некоторых лесных пород различных областей страны (Н. И. Шиндриков, Ю. К. Киричек, Н. А. Кохно), инвентаризации заповедных парков, дендрариев (А. К. Ющенко, Лыпа) и продуктивности древостоев в некоторых заповедных массивах (В. М. Любченко).

Секция учебников и методики преподавания ботаники (председатель Н. П. Масюк, секретарь В. А. Нечитайло) начиная со второго полугодия провела 2 заседания, на которых были заслушаны 2 программных доклада, посвященных анализу учебной литературы и перспективе ее издания в ближайшее время (Д. Ф. Проценко, Масюк, Лыпа).

Секция физиологии растений в отчетном году не работала.

Большой вклад в различные отрасли ботанической науки вносят на местах областные отделения и группы УБО.

Донецкое отделение (председатель Е. Н. Кондратюк, 120 членов УБО) провело 9 заседаний, на которых был заслушан 21 научный доклад. Основной проблемой, вокруг которой группировалось большее число сообщений, явилось изучение влияния индустриальной среды на растения и борьба с вредными его последствиями (М. Л. Рева, В. О. Борозенец, Р. Н. Бурда, Р. Г. Синельщиков, Г. П. Липницкая, Д. С. Ивашин, Г. И. Хархота). Во многих докладах освещались вопросы анатомии и морфологии растений, физиолого-биохимические свойства растений и флористические особенности отдельных регионов республики.

Львовское отделение (председатель К. А. Малиновский, 115 членов УБО) на 7 заседаниях заслушало 10 докладов об охране природы (С. М. Стойко, Л. И. Милкина), по геоботанике (М. С. Карпа, С. И. Юревич), морфогенезу растений (С. М. Кусеня, Р. Т. Репецкий, О. Т. Демкив и др.) и специфике разведения растений в ботанических садах (К. П. Слипушенко, Р. В. Кармазин, Р. К. Панькив). Отделение стало инициатором и организатором III Межобластной конференции по охране природы западных областей УССР (Львов, 12—14 ноября 1974 г.).

В Харьковском отделении (председатель Ю. Н. Прокудин, 99 членов УБО) состоялось 6 заседаний, на которых было заслушано 12 докладов по вопросам цитологии, эмбриологии и анатомии растений (В. П. Деревянко, Г. А. Ильяшенко, Л. С. Картмазова и др.), физиологии водорослей и их роли в очистке загрязненных вод (А. Н. Крайнюкова, Н. А. Чухлебова, П. Н. Ляпунова и др.), селекции культурных растений (К. Г. Тетерятченко и др.).

Днепропетровское отделение (председатель А. Л. Бельград, 71 член УБО) на 7 заседаниях заслушано 12 докладов. Тематика их в основном сосредоточивалась вокруг важных проблем повышения продуктивности природных и искусственных фитоценозов (А. А. Самошкин, А. В. Евдущенко), изучения степных биогеценозов (А. Л. Бельгард, В. И. Проценко, Н. Н. Цветкова) и разных вопросов экспериментальной геоботаники (А. П. Травлеев, Н. А. Сидельник, О. С. Григоренко, А. Г. Лындя и др.).

В Одесском отделении (председатель И. И. Погребняк, 59 членов УБО) на 5 заседаниях заслушано 15 докладов и ряд информационных сообщений о путях повышения продуктивности культурных растений (Ф. К. Тихомиров, Е. А. Кожемяченко), об интродукции кормовых растений (Е. Н. Черненко), о методике ботанических исследований (Н. Я. Шевченко) и пр.

Черновицкое отделение (председатель Г. Х. Молотковский, 35 членов УБО) провело 5 заседаний, на которых было заслушано 14 докладов. Бо́льшая часть их была посвящена изучению физиологических (М. А. Солдатова, Б. П. Томюк, Молотковский), биохимических (А. Е. Кожахметова, О. К. Диаковская) и биологических особенностей растений (З. К. Костевич, М. А. Смолинская). В некоторых докладах освещались вопросы охраны природы (З. С. Заец, Т. И. Солодкова) и семенной продуктивности отдельных видов растений (Б. К. Термена, С. Г. Анастасий, Т. И. Стрельченко).

Симферопольское отделение (председатель Т. Д. Водопьянова, 31 член УБО) на заседаниях заслушало 7 докладов. Почти все они посвящены вопросам экспериментальной фитоценологии (Т. Д. Водопьянова, И. Г. Кожевникова, Л. Ф. Животенко и др.).

Асканийское отделение (председатель М. Г. Курдюк, 30 членов УБО) провело 5 заседаний с обсуждением 8 докладов об интродукции и паркостроительстве, о флористических и фитоценотических особенностях заповедной степи (Л. А. Слепченко, Е. П. Веденьков, Г. М. Карасев, В. Г. Водопьянова, М. Г. Курдюк и др.). В августе 1974 г. отделение провело ботаническую экспедицию на Кавказ для ознакомления с научной и организационной работой ботанических садов. В июне 1974 г. в пос. Аскания-Нова силами отделения была проведена научно-производственная конференция на тему «Интродукция растений и паркостроительство в степной зоне УССР».

Лубенское отделение (председатель Д. А. Пакалн, 30 членов УБО) провело 4 заседания, на которых было заслушано 6 докладов, посвященных изучению биологии, интродукции и особенностям поиска лекарственных растений. Кроме того, 2 доклада были прочитаны на общем собрании УБО.

Ужгородское отделение (председатель В. И. Комендар, 27 членов УБО) на 5 заседаниях заслушало несколько информационных и 4 научных доклада по вопросам ресурсоведения (Н. В. Дубанич, Комендар, Ю. В. Манивчук), интродукции (П. П. Билык) и защиты растений (С. И. Бунтовская).

Херсонское отделение (председатель В. А. Сурков, 20 членов УБО) провело 2 заседания, на которых было заслушано 8 докладов. Обсуждались некоторые вопросы морфогенеза и биохимические явления, сопровождающие его (С. С. Венгер, В. И. Тихонов, Л. С. Кириллова и др.), а также вопросы микологии и фитопатологии (Я. В. Чугурин, Г. А. Петренко).

Ворошиловградское отделение (председатель А. А. Табенцкий, 16 членов УБО) заседаний не проводило. Члены отделения принимали участие в организации и проведении 2 научных конференций, на которых они прочитали научные доклады.

В Житомирском отделении УБО (председатель А. Л. Барановский, 23 члена УБО) необходимо провести переизбрание руководящих органов. Отчета о работе в 1974 г. не получено. Не прислало отчета также Ивано-Франковское отделение (председатель П. А. Трибун, 21 член УБО).

Нижневоротская группа (уполномоченный О. П. Крысь, 14 членов УБО) на 4 заседаниях заслушала 7 докладов и сообщений. Преобладали доклады о продуктивности луговых фитоценозов (Крысь, В. А. Грига, В. С. Ющак, Г. М. Клюева, О. А. Драч).

Тернопольская группа (уполномоченный С. В. Зелинка, 13 членов УБО) провела 6 заседаний, на которых обсуждались 7 научных докладов, касающихся вопросов использования растительного сырья (П. С. Кушнирик, В. Е. Шиманская, Б. П. Воляник, Я. Г. Грицюк) и некоторых сторон физиологии (И. Н. Бутницкий) и эмбриологии растений (Н. Н. Барна), а также охраны природы (С. В. Зелинка).

Ялтинская группа (уполномоченная С. К. Кожевникова, 13 членов УБО) на 6 заседаниях заслушала 6 докладов. Все доклады имели флористическую, фитоценотическую и природоохранную тематику (Н. И. Котовщикова, Н. И. Рубцов. Ю. А. Лукс и др.).

Полтавская группа (уполномоченный Р. В. Ганжа, 12 членов УБО) на 5 заседаниях заслушала 4 доклада и разнообразную информацию о совещаниях и конференциях.

Нежинская группа (уполномоченный А. Я. Гречаненко, 10 членов УБО) провела 3 заседания, на которых обсуждались 3 доклада, посвященных микрофлоре и санитарному состоянию р. Остер.

Уманская группа (уполномоченный И. И. Онищенко, 10 членов УБО) на 6 заседаниях заслушала 10 научных докладов, в бóльшей части которых освещались физиологические аспекты повышения продуктивности сельскохозяйственных растений (С. М. Гедзь, Е. З. Сеньчук, Г. А. Казидуб). Часть докладов посвящалась гетерозису у томатов (О. И. Ерина).

Криворожская группа (уполномоченный И. А. Добровольский, 9 членов УБО) на 7 заседаниях обсуждала вопросы промышленного загрязнения среды и фитомелиорации (8 научных докладов).

Черкасская группа (уполномоченный И. Г. Дерий, 8 членов УБО) на 6 заседаниях заслушала 6 докладов о влиянии радиоактивности на растения (И. Г. Дерий), о физиологических особенностях отдельных родов флоры УССР (А. Н. Моляка) и др.

Белоцерковская группа (уполномоченная М. П. Донец, 8 членов УБО) на 3 заседаниях заслушала 3 доклада, касающихся биологии (М. П. Донец, М. Н. Полишвайко) и физиологических особенностей эспарцетов (Л. И. Онищенко).

Хомутовская группа (уполномоченный Н. П. Шупранов, 6 членов УБО) провела 4 заседания, на которых заслушала ряд организационных и информационных сообщений, напраленных на улучшение природоохранной и пропагандистской работы в Хомутовской степи Донецкой обл.

Сведения о работе Черниговской (уполномоченный И. С. Рябко) и Каменец-Подольской (уполномоченный М. М. Круцкевич) групп не получены.

В 1974 г. осуществлена перерегистрация всех членов УБО. Теперь оно насчитывает 1280 членов. По разным причинам из организации выбыло почти 50 членов УБО и было принято 84 новых. В состав УБО входит 10 членов-коллективов.

В феврале 1974 г. состоялся Пленум УБО. Было проведено 5 заседаний Президиума совета УБО, на которых рассматривались организационные, издательские и финансовые вопросы. В отчетном году была организована и начала работать секция по просмотру учебников и методике преподавания ботаники. Высшие руководящие органы УБО начали организационную подготовку к проведению очередного VI съезда УБО (в г. Донецке в 1977 году).

Члены общества проводили большую работу по распространению ботанических знаний. В 1974 г. было прочитано более 2500 лекций, осуществлено свыше 60 выступлений по радио, телевидению, напечатано более 200 газетных и журнальных статей, брошюр, буклетов и плакатов, проведено много экскурсий. Областные отделения и группы имеют тесный контакт с вузами, школами, домами культуры, музеями, дают советы по озеленению населенных пуктов и сбору растительного сырья.

Украинское ботаническое общество опубликовало в 1974 г. следующие издания: «Достижения ботанической науки на Украине» (материалы V съезда УБО), «Наукова думка», Киев, 1974, 10.6 печ. л., на укр. яз.; «Растительные богатства заповедной степи и ботанического парка „Аскания-Нова“», «Наукова думка», Киев, 1974, 14.6 печ. л., на укр. яз.; «Охрана природы и рациональное использование природных ресурсов западных областей УССР» (тезисы докладов), Львов, 14.2 печ. л., на укр. яз.; информационные материалы В. С. Ткаченко «Украинское ботаническое общество в 1973 г.», Укр. бот. ж., 31, 2, 1974, на укр. яз.; «О работе Украинского ботанического общества в 1973 г.», Бот. ж., 60, 1, 1975.

Ученый секретарь УБО *В. С. Ткаченко.*

Украинское ботаническое общество, Киев.

Получено 27 I 1975.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 006.22 : 58 (470+57) : 008.02 (471.41)

КАЗАНСКОМУ ОТДЕЛЕНИЮ ВБО 15 ЛЕТ

I. D. GOLUBEVA. 15 YEARS OF THE KAZAN DEPARTMENT OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY

2 ноября 1959 года состоялось первое общее собрание Казанского отделения ВБО (Любарский, 1960). Отделение было создано по инициативе ассистента кафедры геоботаники Казанского университета Е. Л. Любарского. Подготовительную работу провел оргкомитет под руководством проф. В. И. Баранова. Бессменным председателем Совета Отделения на протяжении первых 13 лет был проф. М. В. Марков. В этот период Казанское отделение ВБО насчитывало 25—35 членов Общества. Последние два года Совет Отделения работает под председательством проф. Е. Л. Любарского. Новый состав Совета провел большую работу по вовлечению в ВБО новых членов, в результате чего в настоящее время Отделение насчитывает 105 человек и представительно объединяет все учреждения Казани, имеющие отношение к ботанике: КГУ (кафедра ботаники, кафедра охраны природы), Инст. биол. Казанск. ФАН СССР, Казанск. вет. инст. (кафедра ботаники), Казанск. с.-х. инст., Татарск. н.-и. инст. сельск. хоз., Татарск. лесн. опытн. станцию, Казанск. пед. инст. (кафедра ботаники), Зообот. сад, Татарск. отдел. Российск. гос. инст. проектирования земель (геоботаническая группа), а также преподавателей некоторых казанских школ.

За 15 лет Отделение провело 55 общих собраний, помимо информаций и отчетов о текущей работе были заслушаны 92 научных доклада, из которых наибольший интерес вызвали следующие: М. В. Марков. Учение Л. Г. Раменского о типах земель; И. А. Тарчевский. Современная физиология растений и перспективы ее развития; Е. Л. Любарский. Современная геоботаника и перспективы ее развития; М. В. Марков. Взаимоотношения между растениями в растительном сообществе; Н. Г. Афанасьева. К оплодотворению у покрытосеменных; Л. Х. Гордон. О транспорте воды клетками корня.

Интересные доклады были сделаны также гостями Отделения. Отметим следующие сообщения: П. А. Попов (Новгород-Северский). Палеомикология и возможности ее применения к разрешению задач стратиграфии; Б. М. Миркин (Уфа). Геоботанические исследования в поймах рек Башкирии; Н. И. Пьявченко (Петрозаводск). Об истории растительного покрова севера Сибири в голоцене; О. В. Заленский (Ленинград). О современном состоянии изучения фотосинтеза и о дальнейших перспективах в этом направлении. Ряд общих собраний был посвящен памяти известных советских ботаников: А. Я. Гордягина (Л. М. Ятайкин, 1966), В. И. Баранова, А. Д. Фурсаева, А. П. Шенникова, А. Н. Криштофовича (Л. М. Ятайкин, 1961), А. Я. Вага, В. Н. Сукачева и других, а также В. Н. Беклемишева. В течение минувших 15 лет Отделение организовало два всесоюзных научных совещания: 1—5 февраля 1962 г. Всесоюзная конференция по экспериментальной геоботанике; 5—7 апреля 1967 г. 1-е межвузовское всесоюзное совещание по вопросам агрофитоценологии. Члены Отделения принимали активное участие в работе многих всесоюзных совещаний и конференций в области ботаники.

В 1974 г. в составе Отделения создана секция физиологии растений, объединяющая 30 членов ВБО, она работает под председательством Н. А. Гусева.

18 ноября 1974 г. состоялось юбилейное общее собрание Отделения. С докладом «Казанскому отделению ВБО — 15 лет» выступила ученый секретарь Совета Отделения И. Д. Голубева. Был заслушан доклад председателя Отделения Е. А. Любарского «Принципы и методы исследования морфологической структуры ценопопуляций».

Казанское отделение ВБО активно готовилось к XII Международному ботаническому конгрессу и продолжает расширять фронт научно-исследовательской работы в области ботаники, уделяя главное внимание координации ботанических работ.

ЛИТЕРАТУРА

Любарский Е. Л. (1960). Организация Казанского отделения Всесоюзного ботанического общества. Бот. ж., 45, 3. — Ятайкин Л. М. (1961). О работе Казанского отделения Всесоюзного ботанического общества в 1960 году. Бот. ж., 46, 6. — Ятайкин Л. М. (1966). Конференция, посвященная памяти А. Я. Гордягина (к 100-летию со дня рождения). Бот. ж., 51, 7.

Ученый секретарь Казанского отделения ВБО *И. Д. Голубева.*

Казань.

Получено 24 XII 1974.

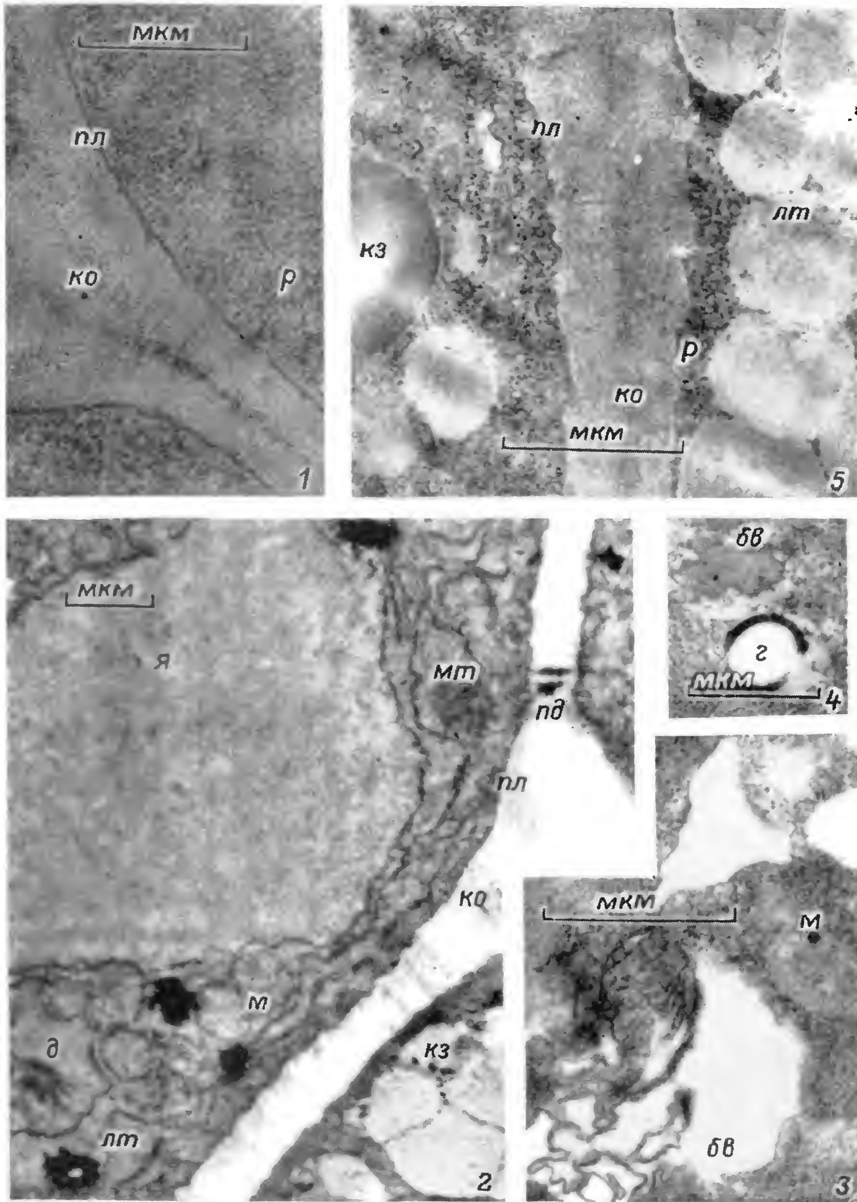


Таблица I.

Открытые семена *Euonymus europaea* после 2 мес. теплой стратификации.

1 — увеличение объема гиалоплазмы и числа рибосом в клетках корневого апекса. *2—4* — фрагменты клеток средней зоны гипокотиля: *2* — увеличение числа мембранных элементов в клетках, *3—4* — белковые вакуоли извилистой формы, *5* — липидные тела в верхней зоне гипокотиля; *1*, *3—5* — фиксация глутаральдегидом—OsO_4; *2* — перманганатом. *аэр* — агранулярный эндоплазматический ретикулум, *бт* — белковое тело, *бв* — белковая вакуоль, *г* — глобоид, *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *д* — диктиосома, *ко* — клеточная оболочка, *кз* — крахмальное зерно, *лк* — липидная капля, *лт* — липидное тело, *м* — митохондрия, *мт* — микротело, *п* — пластида, *пд* — плазмодесма, *пл* — плазмалемма, *пс* — полисома, *р* — рибосома, *я* — ядро, *яд* — ядрышко.

К стр. 1450

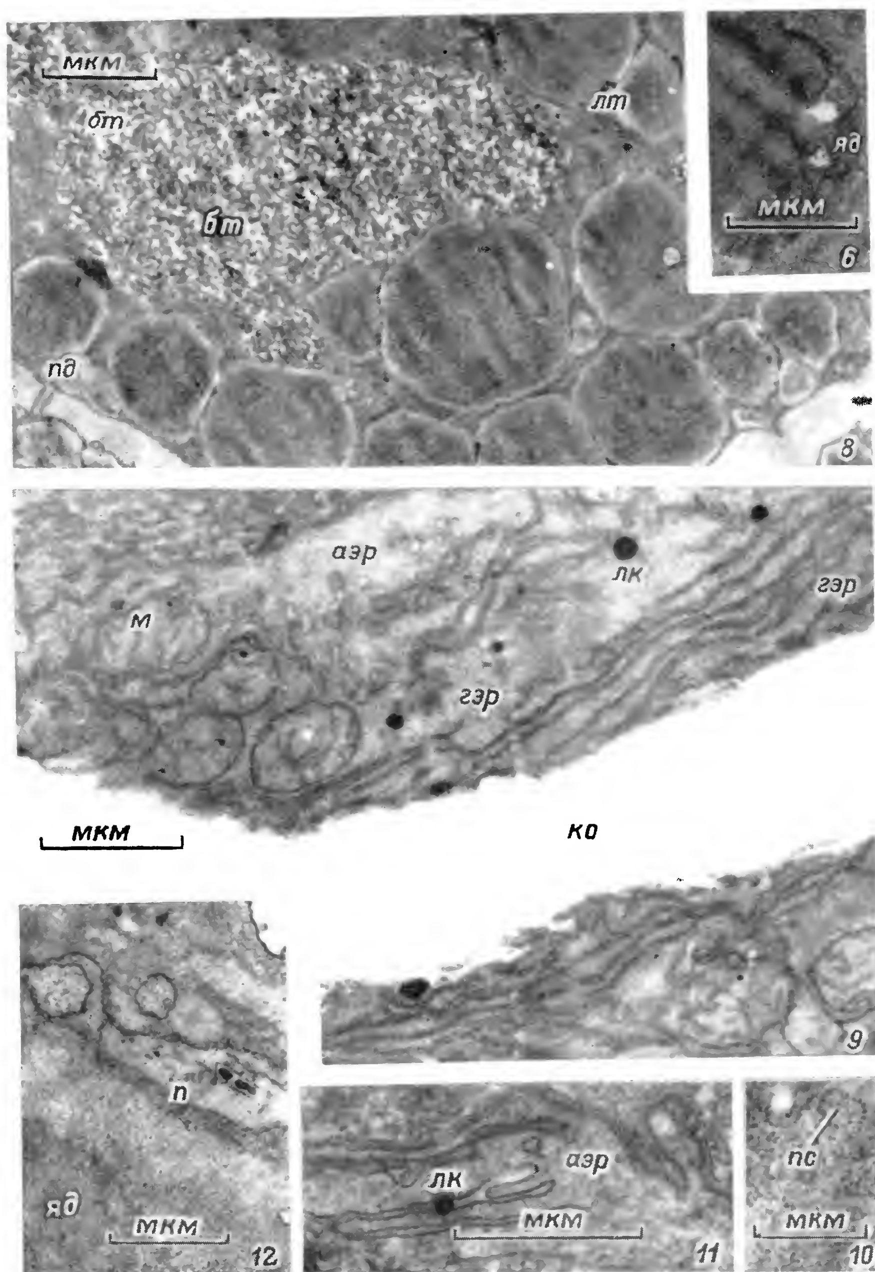


Таблица II.

6 — электронносветлые участки в ядрышке в клетках корневого апекса *Euonymus europaea*, *8* — белковые и липидные тела в верхней зоне гипокотиля закрытых семян; *9—12* — ультраструктура клеток проросших семян: *9* — фрагменты клеток корневого апекса, *10* — полисомы в клетке этой же зоны, *11* — связь агранулярного ретикулума с липидной каплей в средней зоне гипокотиля, *12* — фрагмент клетки верхней зоны гипокотиля. Фиксация глутаральдегидом—OsO_4. Обозначения те же, что в табл. I.

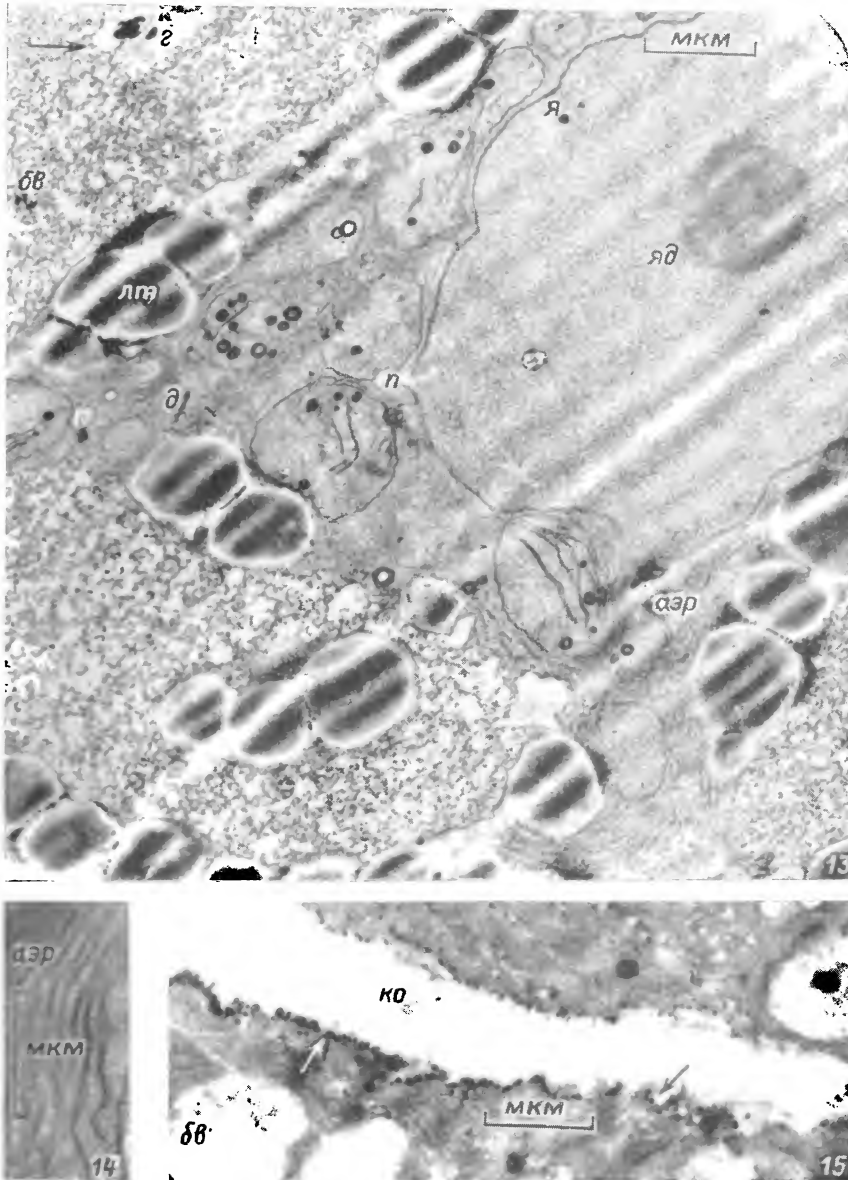


Таблица III.

Фрагменты клеток средней зоны гипокотиля (*Euonymus europaea*) после 2 мес. холода.

13 — крупные белковые вакуоли и липидные тела, *14* — агранулярный эндоплазматический ретикулум, *15* — гранулы осмиофильного вещества в клетках корневого апекса после длительной холодной стратификации. Фиксация глутаральдегидом—OsO_4. Обозначения те же, что в табл. I.

К ст. К. И. Ладыженской и Н. В. Гаевой, стр. 1507



Рис. 2. ***Southbya nigrella***, общий вид растения в разных положениях (×7).



Рис. 3. ***Southbya nigrella***, вырост на наружной поверхности листа, служащий для вегетативного размножения растения (×27).

Vol. LX № 10

October 1975

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U. S. S. R.

CONTENTS

1 р. 50 к.

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ